

Faltungsmechanismen der Flügel
bei einigen Coleopteren

Tohko Kaufmann

1960



Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41554020_0082

FALTUNGSMECHANISMEN DER FLÜGEL
BEI EINIGEN COLEOPTEREN

Inaugural-Dissertation
zur Erlangung der Doktorwürde
der Naturwissenschaftlichen Fakultät der
Ludwig-Maximilians-Universität zu München

vorgelegt von
Tohko Kaufmann

München 1960

Gedruckt mit Genehmigung der Naturwissenschaftlichen Fakultät
der Universität München

Dekan: Prof. Dr. Richard Dehm

Referent: Prof. Dr. Werner Jacobs

Tag der mündlichen Prüfung: 30. November 1960



INHALTSVERZEICHNIS

	Seite
I. Einleitung	1
II. Material und Methoden	2
III. Terminologie der Flügelfalten und -felder	3
Flügeltypen und Faltungsmuster	5
Bau der Faltungslinien und des Flügelgelenkes	6
Bau der Flügelbasis und die Faltung der Plica basalis/analisis	7
Flügelhaare	8
Tergalhaare	9
V. Faltungsmechanismen der Flügel	
A. Käfer, deren Flügelfaltung keine besonderen mechanischen Einrichtungen erfordert	9
1. <i>Cantharis fuscus</i> L.	10
2. <i>Athous hirtus</i> Hrbst.	12
3. <i>Strangalia melanura</i> L.	14
4. <i>Cicindela hybrida</i> L.	14
5. <i>Amara aulica</i> Panz.	18
B. Käfer, deren Flügelfaltung besondere Mecha- nismen erfordert	18
a. Die Flügelfaltung wird durch Abdomen- bewegungen in Verbindung mit speziali- sierten Tergalhaaren des Abdomens durchgeführt	18
I. Lamellicornier-Gruppe	19
1. <i>Phyllopertha horticola</i> L.	19
2. <i>Amphimallus assimilis</i> Hbst.	25
3. <i>Cetonia aurata</i> L.	25

II. Necrophorus-Coccinella-Phyllobius-Gruppe	27
1. Necrophorus vespilloides Hrbst.	28
2. Coccinella septempunctata L.	30
3. Phyllobius arborator Hbst.	33
III. Chrysomeliden-Gruppe	36
1. Chrysochloa cacaliae Schrnk.	36
2. Bromius obscurus L.	37
IV. Spondylis buprestoides L.	39
b. Die Flügelfaltung wird allein durch Abdomenbewegungen durchgeführt	40
Paederus rubrothoracicus Goeze	40
VI. Zusammenfassung	45
VII. Literatur	47

I. EINLEITUNG

Arbeiten über Elytren und Alae der Coleopteren wurden bisher vor allem auf das Studium der Aderverteilung, der Entwicklung, der Muskulatur und Histologie ausgerichtet. Unter ihnen seien die Arbeiten von COMSTOCK und NEEDHAM (1898/99), TOWER (1902/03), KÜHNE (1915), TILLYARD (1918), BERNET-KEMPERS (1923/24), VIGNON (1929, 32), BALFLOUR-BROWN (1943) und FORBES (1943) über die Hinterflügeladern und deren Entwicklung, die von KREMER (1920), JEANNEL (1925), STEGEMAN (1929), HERBST (1952) und SCHERF (1955) über Morphologie, Entwicklung und Histologie der Elytren erwähnt. SNODGRASS (1909, 27, 35) untersuchte Bau und Arbeitsweise des Insektenthorax einschließlich der Axillarsklerite der Flügelbasis, der Muskeln und der Faltung und Ausbreitung bei verschiedenen geflügelten Insekten. Seine umfassende Arbeit war jedoch hauptsächlich an toten Tieren durchgeführt worden und kann deshalb nicht erklären, wie etwa ein lebender Käfer seine Flügel nach dem Flug faltet. Weiterhin hat FORBESS (1926) die Faltungsmuster der Alae bei verschiedenen Coleopteren diskutiert, aber auch hier blieb das Problem des Mechanismus noch weitgehend unklar. Deshalb wurde diese Arbeit in der Hoffnung durchgeführt, etwas Licht auf die bisher kaum untersuchten Mechanismen der Faltung der Alae und die Bedeutung der Elytren in diesem Zusammenhang zu werfen. Die Faltungsbewegungen bestehen aus zwei Vorgängen, nämlich

1. der Längsfaltung des Flügels entlang der Anal- und Medial Faltungslinie (Längsfaltung) und
 2. der Quersfaltung entlang den Quersfaltungslinien (Einklappung).
- Bei einigen Käfern werden beide Vorgänge allein durch die Tätigkeit der entsprechenden Muskeln durchgeführt, während bei anderen für die Einklappung neben dieser Muskel­tätigkeit zusätzliche mechanische Einrichtungen erforderlich sind.

Ich möchte Herrn Prof. W. Jacobs für die Überlassung des Themas und zahlreiche wertvolle Hinweise, Herrn Prof. H. Autrum für den Arbeitsplatz in seinem Institut, Herrn Dr. H. Freude für die Bestimmung von Arten und zuletzt auch meinen deutschen Kollegen und Freunden für das von ihnen gesammelte Material danken.

II. MATERIAL UND METHODEN

1. Material

Die in dieser Arbeit behandelten Käfer werden im Frühjahr und Sommer häufig in Bayern gefunden. Aus 11 Familien untersuchte ich folgende 15 Arten:

A. Adephaga:

<i>Cicindela hybrida</i> L.	(Cicindelidae)
<i>Amara aulica</i> Panz.	(Carabidae)

B. Polyphaga:

<i>Necrophorus vespilloides</i> Hrbst.	(Silphidae)
<i>Paederus rubrothoracicus</i> Goeze.	(Staphylinidae)
<i>Cantharis fuscus</i> L.	(Cantharidae)
<i>Athous hirtus</i> Hrbst.	(Elateridae)
<i>Phyllopertha horticola</i> L.	(Scarabaeidae)
<i>Amphimallus assimilis</i> Hbst.	(")
<i>Cetonia aurata</i> L.	(")
<i>Coccinella septempunctata</i> L.	(Coccinellidae)
<i>Phyllobius arborator</i> Hbst.	(Curculionidae)
<i>Strangalia melanura</i> L.	(Cerambycidae)
<i>Spondylis buprestoides</i> L.	(")
<i>Chrysochloa cacaliae</i> Schnrk.	(Chrysomelidae)
<i>Bromius obscurus</i> L.	(")

2. Methoden

Neben Beobachtungen in der Natur wurden für Laborversuche die Käfer in geräumigen Kästen mit ihrem Futter gehalten. Die Käfer lebten in Gefangenschaft einige Wochen bis einige Monate bei Käfigtemperaturen von 18 ° bis 28 ° C. Die meisten Tiere flogen in der Gefangenschaft ohne weiteres, sodaß die notwendigen Beobachtungen keine Schwierigkeiten bereiteten. Nur bei Chrysomeliden, Staphyliniden und Carabiden erfolgten die Flüge nicht häufig genug; deshalb war es notwendig, besondere Methoden anzuwenden: ein Elytron wurde angehoben und der darunter liegende Hinterflügel mit einer Pinzette entfaltet; dies veranlaßte den Käfer, auch den anderen Flügel zu lüften, sodaß der Vorgang der Flügelfaltung untersucht werden konnte. *Coccinella* und *Lamellicornia* wurden zum Fliegen gebracht, indem ich sie umgedreht auf eine glatte Unterlage legte, sie in die Luft warf oder anblies.

Die experimentellen Untersuchungen bestanden im

1. **Abschneiden** der Elytren in verschiedenem Ausmaße bis zu völligem Entfernen, um festzustellen, ob der Faltungsmechanismus der Alae dadurch geschädigt wird;
2. **Lackieren** von haartragenden Abdominalterga in verschiedenem Ausmaß. Dazu wurde normaler alkohollöslicher Schellack mehrmals mit der Pinselspitze aufgetragen, die lackierten Teile trocken geblasen und dann das Tier wieder zum Flug freigegeben. Im allgemeinen konnte das so behandelte Insekt seine Hinterflügel nicht mehr normal einfalten. Später wurde der Schellack wieder mit einem alkoholbefeuchteten Pinsel abgewaschen, um festzustellen, ob das Tier seine normale Fähigkeit zur Flügelfaltung wieder gewann;
3. **Mikroskopischen Studium** der Alae, Elytren und Abdominalterga. Alae und Elytren wurden dazu unmittelbar in Caedax eingebettet, während die abdominalen Terga zuerst in verdünnter Kalilauge gekocht und dann über Alkoholstufen zur Untersuchung in Caedax eingebettet wurden.

III. TERMINOLOGIE DER FLÜGELFALTEN UND -FELDER

1. Flügelfelder

Im Anschluß an KÉLER (1955) wird die Flügelfläche in drei Felder, nämlich Costal-, Anal- und Jugalfeld unterteilt. Das Costalfeld stellt das Gebiet zwischen Costalader und Analfalte, das Analfeld jenes zwischen Anal- und Jugalfalte und das Jugalfeld schließlich jenes zwischen Jugalfalte und dem Basalrand des Flügels dar. Das letztgenannte Feld tritt bei den hier untersuchten Arten nicht auf, sodaß nur die großen Costal- und Analfelder verbleiben. Für unsere Untersuchungen ist jedoch diese Einteilung zu grob, da das Costalfeld ein sehr großes Gebiet der Flügelfläche bildet. Folglich soll dieses hier in das Medial- und das Cubitalfeld, und ersteres nochmals in das Prä-Medial 1-Feld (Prä-M1-F), das Post-Medial 1-Feld (Post-M1-F) und das Post-Medial 2-Feld (Post-M2-F) unterteilt werden (Abb. 1). Dies gilt, wenn beide Medialadern vorhanden sind; tritt nur eine auf, so gibt es nur Prä-M-F und Post-M-F. Das Schema ist also:

Flüggelfelder	(Costalfeld	(Medialfeld	{ Prä-M1-Feld
	((Costalader-	((Costal-	{ (Costal-
	(Analfalte)	(1. Cubitalader	{ 1. Medialader)
	(	(	{ Post-M1-Feld
	(	(	{ (1. -2. Medialader)
	}	}	{
	(	(	(Post-M2-Feld
	(	(	(2. Medial-
	(	(	1. Cubitalader)
	(	(	
	(	(Cubitalfeld	
	(	((1. Cubitalader	
	(	(Analfalte)	
	(		
	(Analfeld		
	((Analfalte-Basalrand)		

2. Faltungslinien des Flügels

KÉLER beschreibt nur drei Faltungslinien: Anal-, Jugal- und Basalfalte. Die erstere liegt zwischen letzter Cubital- und erster Analader, die Jugal-falte zwischen letzter Anal- und erster Jugalader und schließlich die Basal-falte zwischen den, zwischen 2. und 3. Axillarskleriten gelegenen media-nen Platten der Flügelbasis. Die Jugal-falte fehlt bei den hier untersuchten Käfern; daneben treten aber einige andere, für den Faltungsmechanismus wesentliche, Faltungslinien auf dem Käferflügel auf, die bisher noch nicht ausreichend untersucht worden sind. In dieser Arbeit sollen sie nach der nächstgelegenen Ader benannt werden: Erfolgt z.B. die Faltung gerade vor der 1. Medialader, so soll sie als Prä-M1-Falte, wenn unmittelbar nach der 1. Medialader, dann als Post-M1-Falte bezeichnet werden, usw. Unter "Querfalte" soll die vom Gelenk im Costalrand des Flügels (Randgelenk) quer über die Flügelfläche verlaufende Falte verstanden werden; verläuft quer durch die Apikalregion noch eine weitere Falte, dann sei diese als "distale Querfalte" bezeichnet ^{x)}. Abb. 1 zeigt die verschiedenen Faltungs-

- x) Einige Käfer der Gruppe B besitzen keine echte distale Querfalte, da eine Faltungslinie bei ihnen im Apikalgebiet bei ausgebreiteten Flügeln nicht festzustellen ist. Bei einigen Arten tritt eine andere Querfalte (oder -falten) zwischen der durch das Randgelenk laufenden Querfalte und der distalen Querfalte auf; bei den hier untersuchten Käfern ist sie aber wieder nicht auf der Flügelfläche kenntlich. Sie soll jedoch einfachheitshalber als "mediale Querfalte" bezeichnet werden.

linien bei einem Lamellicornier. Bei einem typischen Cantharidenflügel läuft eine Post-Radialsektorfalte entlang dem Rand des Radialsektors zum Gelenk. Bei einigen untersuchten Käfern verläuft die Analfalte nicht zwischen letzter Cubital- und erster Analader, sondern zwischen den letzten zwei Analadern oder sogar hinter der letzten Analader. **Trotzdem sollen** alle diese atypischen Falten als Analfalten bezeichnet werden.

IV. MORPHOLOGISCHER ÜBERBLICK

Flügeltypen und Faltungsmuster

Die Aderanordnung auf den Hinterflügeln wurde schon von zahlreichen Autoren untersucht, so u. a. von COMSTOCK und NEEDHAM (1898/99), KÜHNE (1915), TILLYARD (1918), BERNET-KEMPERS (1923/24), VIGNON (1929, 32), BALFLOUR-BROWN (1943) und FORBES (1943). Grundsätzlich übereinstimmend wurden drei Haupttypen aufgestellt, die auf dem Vorhandensein oder Fehlen von Queradern beruhen: Der Adephagentyp, der Cantharidentyp und der Staphylinidentyp. In dieser Arbeit soll jedoch diese Einteilung in Bezug auf den Cantharidentyp etwas abgeändert werden, da zu dieser Gruppe verschiedene Typen mit verschiedenen Faltungsmustern zu rechnen sind.

Es ergibt sich danach:

1. Der Adephagen-Typ: Diese Gruppe besitzt eine vergleichsweise größere Zahl von Queradern, als sie bei andern Käfern auftreten; alle Hauptadern sind mehr oder weniger vollständig entwickelt (Abb. 10). Von den von mir untersuchten Arten gehören hierzu *Cicindela hybrida* und *Amara aulica*. Da der Abstand zwischen dem im Flügel gelegenen Randgelenk und der Flügelspitze bei diesen Formen ziemlich groß ist (Tabelle 1), ist auch das Faltungsmuster der Alae verhältnismäßig kompliziert: die Querfaltung findet an 2 Stellen statt; zuerst am Randgelenk, dann nahe der Flügelspitze (Abb. 10).
2. Der Cantharidentyp:
 - a) mit geringem Abstand zwischen Randgelenk und Spitze:
Dies ist der ursprüngliche Cantharidentyp, wie er bei *Cantharis fuscus*, *Strangalia melanura*, *Athous hirtus* und *Spondylis buprestoides* auftritt, wobei der letztgenannte mehr oder weniger von der typischen Form abweicht. Die Zahl der Queradern ist größer als bei

irgendeiner anderen hier untersuchten Polyphagenfamilie; die Cubitaladern sind im allgemeinen voll entwickelt (Abb. 4). Wegen des geringen Randgelenk-Spitzenabstandes ist das Faltungsmuster sehr einfach, wobei die Querfaltung nur am Randgelenk stattfindet.

b) mit großem Abstand zwischen Randgelenk und Spitze:

Zu dieser Gruppe gehören *Coccinalla septempunctata*, *Chrysochloa cacaliae*, *Bromius obscurus* und *Phyllobius arborator*. Sie ist charakterisiert durch ein großes, distal vom Randgelenk liegendes Flügel-feld, das keine echten Adern enthält. Bei *Coccinella*, *Phyllobius* und *Chrysochloa* ist die Zahl der Queradern sehr gering und die Cubitaladern sind stark verkürzt (Abb. 30, 36), während letztere bei *Bromius* stärker entwickelt sind. Da die Strecke zwischen Randgelenk und Spitze bei dieser Gruppe lang ist, findet die Querfaltung an ein oder zwei Linien statt.

3. Der Lamallicorniertyp: Dieser Typ tritt bei *Phyllopertha*, *Amphimallus* und *Cetonia* auf und wird normalerweise zum Cantharidentyp gezählt, aber die Zahl der Hauptadern und auch der Queradern ist geringer als beim typischen Cantharidenflügel; ebenso zeigt sich der Lamellicornierflügel in mehreren anderen Punkten als Spezialisierter (vgl. S. 18-20 und Abb. 16). Die Querfaltung findet nur am Randgelenk statt (Abb. 16), obwohl die Strecke zwischen Spitze und Randgelenk beinahe so lang ist wie die zwischen Gelenk und Flügelbasis.
4. Der Staphylinidentyp: Die Hauptkennzeichen des Staphylinidentyps sind: das Fehlen aller Queradern, die geringe Zahl von Hauptadern, die kurze Strecke Basis-Randgelenk und die lange Strecke Randgelenk-Spitze und der Besitz eines Stigmas (Abb. 39). Die Elytren sind sehr kurz, die Alae aber voll entwickelt. Folglich ist das Faltungsmuster besonders bei den Staphyliniden kompliziert gestaltet (Abb. 39).

Bau der Faltungslinien und des Flügelrandgelenkes:

1. Faltungslinien: Unter "Faltungslinie" sei eine wohl definierte, sichtbare Linie auf der Flügelfläche verstanden, entlang der der Flügel nach dem Flug gefaltet wird. Bei einem typischen Coleopterenflügel treten sowohl Längs- als auch Querfalten auf. Erstere laufen gewöhnlich entlang der Media von der Flügelbasis zum Apikalrand und bestehen aus einer konkaven (Aufblick von oben) Prä-Medial-Falte und einer konvexen Post-Medial-Falte; hinzu kommt die konvexe Analfalte von der Flügelbasis zum Innenrand. Die Querfalten kreuzen die Flügelfläche:

und dabei eine konvexe Hauptquerfalte vom Randgelenk zum Innenrand. Alle diese Falten sind auf der membranösen Flügelfläche deutlich als Linien kenntlich. Einige Falten, bes. die Querfalten laufen über stärker sklerotisierte Platten oder Adern; sie sind hier in der Regel morphologisch nicht als eine klar geführte konvexe oder konkave Linie feststellbar, da die meisten dieser Platten oder Adern selbst ziemlich schwach sklerotisiert sind. Es gibt jedoch auch einige Beispiele, bei denen eine Faltungslinie über eine stark chitinierte Ader verläuft; in solch einem Falle ist sie durch eine plötzliche Verdünnung oder Verschmälerung der Ader kenntlich.

2. Gelenkformen des Costalrandes: Zwei Typen von gelenkigen Strukturen im Hinterflügel lassen sich unterscheiden.

Typ 1: Das Randgelenk ist undeutlich und nicht durch eine spezielle Struktur gekennzeichnet. Es liegt am Ende der verschmolzenen Costaladern; die Stelle ist nur schwach erkennbar als kleine Vertiefung. Die meisten der untersuchten Käfer gehören hierher, so *Coccinella*, *Chrysomela*, *Bromius*, *Cantharis*, *Athous*, *Strangalia*, *Spondylis* und *Phyllobius*.

Typ 2: Die Gelenkstelle ist gekennzeichnet durch eine Einschnürung der Costaladern bei den *Lamellicornien*, ferner bei *Necrophorus*, *Paederus*, *Cicindela* und *Amara*; bei *Amara* ist sie weniger deutlich als bei den übrigen. Bei dieser Gelenkart tragen die verschmolzenen Costaladern (C+Sc+R) eine Zahl von kurzen, aber tiefen Querlinien im Gelenkbereich, wodurch sie in kleine Abschnitte unterteilt werden. Dieser Bau gibt den Costaladern die benötigte Beweglichkeit für Abbiegen und Entfalten des Flügels.

Bau der Flügelbasis und die Faltung der Plica basalis/analisis:

Die Basis des Coleopterenflügels enthält drei Axillarelemente; den 1., 2. und 3. Axillarskleriten. Das Vorderende des 1. Skleriten grenzt meistens an die Basis der Subcosta, das des 2. meistens an den Radius und das des 3. an Cubital- und Analadern (Abb. 2). Neben diesen drei Skleriten treten gewöhnlich einige mediane Platten auf, welche sich an die Basis der Media anlegen (Abb. 2, A₁: m, m', m''). Der für die Flügelhaltung wichtigste Mechanismus der Flügelhaltung wurde von SNODGRASS (1927) allgemein bei geflügelten Insekten untersucht.

tigste basale Sklerit ist der 3. Axillarsklerit, da an seiner Basis der Beugemuskel inseriert (Abb. 2, A₁:F). Wenn sich der Käfer vom Fluge niederläßt, so veranlaßt die Erschlaffung des Streckers die Flügel, ein wenig nach hinten zurückzugehen (diese Tatsache ist durch die experimentelle Abtrennung des Beugers an der Basis des 3. Axillarskleriten gesichert, s.u.) und verursacht dadurch eine stark konvexe (Blick von der Oberseite des Flügels) Falte entlang der Linie der Plica basalis (P.b.). Die P.b. läuft durch die mediane Platte bzw. die medianen Platten, die sehr elastisch und convex gekrümmt sind. Wegen dieser natürlichen Elastizität entsteht die konvexe Falte automatisch, wenn der Flügel nicht mehr völlig ausgespannt ist, selbst wenn er vom Körper des Tieres abgetrennt ist. Die Plica analis hängt mit der P.b. entweder in einer geraden oder einer geknickten Linie zusammen (Abb. 2, A₁: P.b., P.a.). Das Erschlaffen des Streckermuskels führt zugleich zur Drenung des 3. Axillarskleriten über dessen beide Äste (a und b in Abb. 2, A₂); sie wird fortgeführt durch die Tätigkeit des Beugers, so daß schließlich das Axillare 3 in seiner Lage auf der Abdomenoberseite vollständig umgedreht ist (Abb. 2, B₂). Es nimmt die Analregion des Flügels mit sich, welche sich entlang der Plica analis einwärtsdreht und auf die Oberseite des Körpers zu liegen kommt. Dieser Faltungsmechanismus der P. basalis/analisis ist bei allen untersuchten Arten gleich; Durchtrennung des Beugers an der Basis des 3. Axillarskleriten macht ihn unmöglich, da die Drenung des Skleriten nicht vollständig durchgeführt werden kann.

Flügelhaare: Auf beiden Oberflächen der Hinterflügel stehen feine Haare (von TILLYARD, 1918, als "Makrotrichia" bezeichnet). Sie sind in allen untersuchten Fällen am besten im Prä-Medial-Feld, insbesondere nahe dem Costalrand unmittelbar hinter dem Randgelenk entwickelt. Im allgemeinen sind sie im Prä-Medial-Feld länger als im Post-Medial- oder Cubitalfeld, hier aber noch besser entwickelt als auf dem Analfeld; bei einigen können sie jedoch auf der letztgenannten Region vollständig fehlen. Die Länge der Haare beträgt im Prä-M-Feld zwischen 0.06 und 0.17 mm, im Post-M- und Cubitalfeld zwischen 0.04 und 0.11 mm und im Analfeld von unter 0.04 bis 0.07 mm je nach Art der Käfer. Die für uns hier hauptsächlich wichtigen Haare liegen auf der Flügelunterseite in dem distal des Randgelenkes gelegenen Prä-M-Feld; sie sind unerlässlich für den Faltungsmechanismus der Flügel. Sie stehen direkt hinter dem Randgelenk, zeigen zum Costalrand und sind oft nicht nur lang und kräftig, sondern stehen auch recht steil (Winkel zwischen Flügelfläche und Haar 60° - 90°), während der Rest der Haare in dieser Region gegen die Flügelspitze zeigt (Winkel 30° - 70°).

Tergalhaare: Hiermit sind nicht jene normalen, überall auf der Abdomenfläche vorkommenden Haare gemeint, sondern spezialisierte, die gewöhnlich auf wenigen hinteren Terga konzentriert sind. Im Gegensatz zu den oft makroskopisch sichtbaren normalen Haaren, sind diese in allen Fällen mikroskopisch, meist zwischen 0.1 und 0.2 mm lang. Sie stehen sehr dicht beieinander, jedes sitzt auf einem eigenen Fuß und ist definiert gerichtet. Außer *Paederus* und *Cantharis* besitzen alle untersuchten Arten derartige Tergalhaare. Am längsten und am besten entwickelt sind sie bei *Laemlicorniern*, bei *Spondylis* und *Carysochloa*. Einige Käfer (so *Coccinella*, *Chrysocilola* und *Spondylis*) tragen sie auf allen Terga; stets aber sind die Haare auf dem distalen Teil des Abdomens länger, kräftiger und stehen dichter als auf den vorderen Segmenten, wo sie auch mehr oder weniger unspezialisiert bleiben. Im Gegensatz zu den Flügelhaaren liegen sie meist sehr flach auf der Abdomenoberfläche. Die Richtung, in die diese Haare zeigen wechselt von Art zu Art, ja auch beim gleichen Tier, da die auf den distalen Terga eine andere Aufgabe zu erfüllen haben als die weiter vorne gelegenen (s. u.).

V. FALTUNGSMECHANISMEN DER FLÜGEL

Nach der Art des Faltungsmechanismus der Flügel kann man die hier behandelten Käfer in zwei große Gruppen teilen:

- A. Flügelfaltung ohne besondere mechanische Einrichtungen
- B. Flügelfaltung durch besondere Mechanismen.

Die zweite Gruppe wird weiter unterteilt:

- a. Die Flügelfaltung wird durch spezialisierte Tergalhaare des Abdomens durchgeführt
- b. Die Flügelfaltung wird allein durch Abdomenbewegungen durchgeführt.

Spezialisierte Tergalhaare treten mit 2 Ausnahmen bei allen untersuchten Käfern der Gruppen A und B auf. Sie werden jedoch in der 1. Gruppe nicht für die Hauptfaltung des Flügels verwendet. Jede Gruppe soll eigens betrachtet werden.

- A. Käfer, deren Flügelfaltung keine besonderen mechanischen Einrichtungen erfordert.

Zu dieser Gruppe gehören *Cantharis*, *Athous*, *Strangalia*, *Cicindela* und *Amara*. Allgemein ist bei den Polyphagen dieser Gruppe der Abstand zwi-

schen Randgelenk und Spitze des Flügels gering im Vergleich mit dem Abstand zwischen Flügelbasis und Randgelenk (Tab. 1) und das Flügelfaltungsmuster einfach. Bei den Adephagen dagegen sind die beiden Strecken fast gleich lang und das Faltungsmuster ist komplizierter. Bei allen wird die Hauptfaltung des Flügels durch die Kontraktion des am 3. Axillarskleriten inserierten Beugemuskels und die Entfaltung durch die Kontraktion des coxalen Streckmuskels durchgeführt. Gefaltet befindet sich der Flügel in seinem natürlichen Ruhezustand. Die Elytren spielen nur eine untergeordnete Rolle, und zwar bei der Faltung eines Teiles der Flügelspitzen. Bis auf einen besitzen diese Käfer spezialisierte Abdominalhaare, die ausschließlich zur Korrektur von Faltungsfehlern benutzt werden; dazu werden die Flügel ent- und dann erneut gefaltet.

TABELLE 1

Länge der Elytren und Alae in Gruppe A (n=10 pro Art)

Art	Mittl. Länge d. Elytr. (in mm)	Mittl. Länge d. Alae x)			
		Ges. Länge (in mm)	Abstand zwischen		
			Basis u. Gelenk (in mm)	Gelenk u. Spitze (in mm)	Gelenk u. Spitze in % d. Ges. L.
1. <i>Cantharis fuscus</i>	9.2	11.5	8.7	2.8	24.3)
2. <i>Athous hirtus</i>	7.9	8.9	7.1	1.8	20.2)
3. <i>Strangalia melanura</i>	5.9	6.6	4.5	2.1	31.8)
4. <i>Cicindela hybrida</i>	9.1	13.7	7.0	6.7	48.9)
5. <i>Amara aulica</i>	8.0	11.5	6.0	5.5	47.8)

x) Die Länge der Elytren ist gemessen vom vordersten Punkt des Basalbereiches bis zur Spitze, die der Alae von der Basis bis zur Spitze (Abb. 3; a, b).

1. *Cantharis fuscus* L.

Cantharis fuscus ist durch seine ziemlich einfachen und sehr weichen Elytren gekennzeichnet. Die Flügel sind typisch cantharidenartig; der Abstand zwischen Basis und Randgelenk ist größer als der zwischen Randgelenk und Spitze. Faltungslinien und -muster zeigt Abb. 4.

Beim Starten, öffnen sich zuerst die Elytren; dann werden die Flügel nach vorne bis zu einem Punkt gedreht, an dem ihre Längsachse mit den Körperseiten einen Winkel von etwa 45° bildet; es folgt der Abflug. Dieser Vorgang ist wesentlich verschieden von dem bei den Käfern der 2. Gruppe; dort entfalten sich nach Öffnen der Elytren automatisch die gefalteten Hinterflügel (s. S. 24). Worauf ist dieser Unterschied zurückzuführen? Bei *Cantharis* (Abb. 4) verlaufen alle Faltungslinien, außer einer kurzen schwach chitinisierten Querader, entweder entlang oder zwischen den Hauptadern oder Chitinplatten. Dies bedeutet, daß, sind die Flügel einmal gefaltet, keine Ader oder Chitinplatte auf Grund ihrer Elastizität danach trachtet, die gefalteten Flügel zu entfalten. Der gefaltete Zustand ist hier der Ruhezustand; ein Anheben der Elytren verursacht nicht automatisch ein Entfalten der gesamten Alae; lediglich der distale Teil der Flügelspitze wird entfaltet, was weiter unten noch beschrieben werden soll. Es ist notwendig, die Alae vor dem Flug nach vorne zu bringen, um sie dort auszubreiten.

Nach SNODGRASS (1927) besteht der Extensor des Flügels aus subalaren und basalaren Muskeln, die beide an den Coxen der metathorakalen Beine angeheftet sind. Der subalare (auch als hinterer Extensor bezeichnet) ist mit dem 2. Axillarskleriten an der Flügelbasis verbunden, der seinerseits mit dem Kopf der Radialader verschmolzen ist; der basalare (oder vordere Extensor) inseriert am Basalarskleriten, der durch ein Ligament mit der vorderen Basis des Flügels verbunden ist. Die Kontraktion des Extensors läßt daher R (und auch C und Sc, da alle drei Adern miteinander verschmolzen sind) sich nach vorne drehen, öffnet automatisch die zwischen R und M von Basis bis Spitze verlaufende Falte (Abb. 4, A; Post-Rs-F + Apicalast v. Post-Ra-F) und entfaltet so die Flügelfläche. Wenn einer der metathorakalen Beine, etwa das linke, von der Basis der Coxa ab völlig amputiert ist, dann kann der operierte Käfer zwar noch seine beiden Elytren öffnen und den rechten Flügel in die Fluglage drehen, der linke aber bleibt gefaltet auf der Rückenfläche des Körpers. Wird dasselbe Bein erst von der Basis des Femur an entfernt und bleibt die Coxa unberührt, dann kann das Tier normal fliegen. Die Vorwärtsdrehung und damit die Entfaltung des Flügels wird offenbar allein durch die Tätigkeit des coxalen Streckmuskels durchgeführt. In Abb. 5 sind die beiden parallel liegenden Stäbchen A und B durch eine gefaltete Schnur S miteinander verknüpft. A ist in einer Ebene um den Punkt O drehbar, B dagegen unbeweglich. Bewegt sich A nach A', dann wird die bisher gefaltete Schnur S automatisch ausgestreckt. Dies entspricht genau den Verhältnissen beim Flügel,

wenn dieser von der Abdomenfläche in seine Flugstellung nach vorne gebracht und die Flügelspitze entfaltet wird. Die verschmolzenen Costaladern C+Sc+R entsprechen in unserem Modell A, die Medialader B, die Querfalte S und die Flügelbasis 0 (vgl. Abb. 4). Kehrt A' nach A zurück, dann legt sich die Schnur S wieder - wie ursprünglich - in eine Falte. Nach dem Flug bringt die Erschlaffung des Extensormuskels das Ende des auf die Costaladern ausgeübten Zuges; gleichzeitig kontrahiert sich der am 3. Axillarskleriten inserierte Beugemuskel, bringt dadurch die Flügel zurück auf die Abdomenfläche und faltet sie automatisch. Punkt P nähert sich bei der Längsfaltung dem Endpunkt M+Cu 1; dadurch erfolgt zugleich mit der Längsfaltung automatisch die Querfaltung in der vorgebildeten Querfaltenlinie (Abb. 4, A). Sowohl die Entfaltung als auch die Faltung des Cantharisflügels werden also durch die Tätigkeit der direkten Flugmuskeln ausgeführt. Hier muß nun auf die Rolle der Elytren hingewiesen werden. Wenn die beiden Flügel gleichzeitig auf den Körperrücken niedergelegt und von den Elytren überdeckt werden, dann stoßen die äußersten Teile der gefalteten Flügelspitzen gegeneinander und werden caudad abgebogen (Abb. 4, C). Da das Gebiet der Flügelspitzen bei Cantharis gut chitiniert ist, erfolgt diese Abbiegung an zwei - in Abb. 4 gezeigten - definierten Linien. Beide (a und b) sind konkav. Linie a läuft z. T. auch über schwach chitiniertes Gebiet. Diese zusätzliche Faltung der Flügelspitze ist notwendig, weil sonst die Flügelspitzen seitlich unter den Rändern der geschlossenen Elytren vorstehen würden und damit in Gefahr kämen, beschädigt zu werden. Daß sie durch die Flügeldecken bewirkt wird, kann man einfach durch Anheben der Elytren nachprüfen; dadurch entfalten sich die Flügelspitzen (Abb. 4; B).

Cantharis fuscus ist eine der beiden hier untersuchten Käferarten, die keine spezialisierten Abdominalhaare besitzen. Eine Entfaltung der schon gefalteten Flügel zur Korrektur eines Faltungsfehlers der Flügelspitze mit Hilfe des Abdomens tritt deshalb bei dieser Art nicht auf (s. S. 13). Aber da, wie schon oben gesagt, die Apikalfaltung entlang definierter Linien erfolgt, ist ein Faltungsfehler in diesem Flügelteil selten.

2. Athous hirtus Hrbst.

Diese schwarzen, mittelgroßen Schnellkäfer sind von Mai bis August häufig auf Blättern, besonders Himbeerblättern anzutreffen. Fliegend wurden sie im Juli und August oft beobachtet. Die Elytren sind ziemlich hart und bedecken sämtliche abdominalen Segmente; an der vorderen Hälfte jedes Deckflügels sind Epipleuren gut ausgebildet.

Flügelgeäder, Faltungslinien und -muster sind denen bei *Cantharis fuscus* sehr ähnlich. Auch bei diesem Käfer läßt sich vor dem Flug dieselbe langsame Drehung der Flügel nach vorne in die Fluglage beobachten. Entfaltung und Faltung werden ebenfalls durch die entsprechenden Muskeln durchgeführt (s. S. 11, 12). Der einzige Unterschied zwischen beiden Arten ist, daß *Athous* im Gegensatz zu *Cantharis* spezialisierte Tergalhaare besitzt. Nach der Hauptfaltung, die durch den Beugemuskel bewirkt wird, schließen sich die Elytren über den gefalteten Alae gleichzeitig; wie bei *Cantharis* (s. S. 15) werden dadurch die Flügelspitzen caudad gefaltet. Im Gegensatz zu jenem ist aber die Apikalregion der Flügel von *Athous* nicht so stark sklerotisiert, sondern weich und dünn geblieben. Deshalb erfolgt die Apikalfaltung nicht wie bei *Cantharis* entlang definierter Linien. Mitunter kommt es vor, daß die Apikalregion so stark nach hinten gebogen wird, daß ein Teil von ihr unter dem Hinterrand der geschlossenen Elytren vorsteht. Wenn dies passiert ist, sieht man, daß sich das Abdomen zuerst nach hinten bewegt, wobei die Flügelspitzen wieder entfalten werden, und dann nach vorn (gegen den Kopf zu), wobei sich die Flügelspitzen erneut unter die Elytren falten.

Die beiden letzten Terga (6. und 7.) tragen spezialisierte Tergalhaare. Die Oberfläche des proximalen Teiles des 6. Tergums und die des ganzen 7. Tergums liegt jedoch etwas unter der allgemeinen Abdomenoberfläche. Überdies weisen die Haare, in diesen Gebieten caudad - also ebenso wie die Flügelhaare mit denen sie in Berührung kommen. Nur auf dem distalen Teil des 6. Tergums treten Haare auf, die von der Rückenmitte wegweisen; dieses Gebiet ist auch etwas erhöht (Abb. 6). Wird das Abdomen angehoben, und nach hinten gestoßen, dann greifen diese Haare in die der Flügelfläche (Abb. 7) und sorgen so dafür, daß der gefaltete Teil jedes Flügels ausgebreitet wird. Wenn diese Region lackiert wird, dann ist das Abdomen unfähig, die Flügel zu entfalten. Um es zusammenzufassen: bei dieser Art werden die spezialisierten Abdominalhaare nur verwendet, um die Flügel zur Korrektur eines Faltungsfehlers der Flügelspitze zu entfalten und dann wieder zu falten; währenddessen bleiben die Elytren geschlossen. Die Zahl der abdominalen Stoßbewegungen schwankt zwischen einer und einigen, je nachdem um wieviel die Flügelspitze unter den Elytren vorsteht. Wenn man ein Elytron mit der Pinzette faßt, hochklappt und so den Käfer frei in der Luft hält, dann kann man öfters feststellen, daß das Tier die gefalteten Flügel mit seinem Abdomen entfaltet und etwas seitlich herausdreht. Dies läßt es möglich erscheinen, daß der Käfer doch fähig ist, die Flügel auf diese Art - also ohne sie zuerst ganz

nach vorne zu drehen - voll zu entfalten und zu fliegen. Dies ist jedoch nie beobachtet worden; die Abdomenhaare werden ausschließlich gebraucht, um nicht ordentlich gefaltete Flügel nach dem Fluge in Ordnung zu bringen.

3. Strangalia melanura L.

Dies ist ein häufiger, blumenbesuchender Bockkäfer mit sehr schwach sklerotisierten und flachen Elytren. Epipleuren sind nicht deutlich. Das Flügelgeäder zeigt Cantharidentyp mit etwas einfacheren Cubitaladern.

Strangalia öffnet die Flügel schneller als Cantharis oder Athous; er fliegt auch häufiger. Faltung, Entfaltung und die Biegung der Flügelspitzen nach dem Elytrenscluß gehen wie bei den beiden vorherigen Arten vor sich. Die Oberflächenbildungen des Flügels und das Faltungsmuster sind im wesentlichen gleich denen von Cantharis und Athous mit nur geringen Unterschieden in der Verteilung der Chitinplatten und Faltungslinien.

Spezialisierte Tergalhaare treten des 6. Tergums werden anscheinend für die Flügelordnung benutzt; das Lackieren dieser Haare setzt die Fähigkeit, die gefalteten Flügel mit Hilfe des Abdomens hinauszustoßen herab. Nur diese Haare bilden einen annähernd rechten Winkel mit jenen Flügelhaaren, die auf dem 6. Tergum ruhen (Abb. 8, 9).

4. Cicindela hybrida L.

Dieser Tigerlaufkäfer ist eine räuberisch lebende und lebhaft fliegende Art mit ziemlich flachen und sehr harten Elytren (der mikroskopische Bau der Elytren von Cicindela wurde von STEGEMANN 1929, JASCHKE 1943 und SCHERF 1955 untersucht) und gut entwickelten Hinterflügeln. Diese haben gemäß dem Adephagentyp verhältnismäßig viele Queradern (Abb. 10). Das Randgelenk liegt annähernd in der Mitte des Costalrandes (Tab. 1); die Entfernung zwischen Randgelenk und Flügelspitze ist also relativ lang. Das Faltungsmuster ist daher komplizierter als bei Arten mit einem geringen Abstand zwischen Randgelenk und Spitze wie bei Cantharis oder Athous.

Cicindela entfaltet die Flügel sehr schnell; Öffnen der Elytren und Abfliegen finden fast zur gleichen Zeit statt. Es ist daher sehr schwierig die normalen Vorgänge mit dem Auge zu verfolgen. Wenn man die Deckflügel mit der Pinzette anhebt, dann zeigt sich zwar, daß die darunter befindlichen Flügel weitgehend gefaltet bleiben, daß dies also deren natürlicher

Ruhezustand ist; aber einige kleine Veränderungen treten doch ein. Bei völlig geschlossenen Elytren bilden die distal und proximal des Randgelenkes gelegenen Ränder eines Flügels miteinander einen Winkel von etwa 60° ($55^{\circ} - 70^{\circ}$)^{x)}. Werden die Elytren gelüftet, dann steigt dieser Winkel auf etwa 82° ($75^{\circ} - 87^{\circ}$)^{x)} an. In Abb. 11 stellt A die Lage des rechten Hinterflügels vor dem Elytrenschluß dar. Wie gesagt beträgt der ~~AOC~~ jetzt etwa 82° . Die Außenränder der Elytren, ebenso wie die des Abdomens, sind aber nicht gerade, sondern konvergieren nach hinten. Dieser Krümmungswinkel ist im Durchschnitt 27° ($21^{\circ} - 32^{\circ}$): ~~FE'B' = 27^{\circ}~~ ^{x)} (Abb. 11, B). Beim Elytrenschluß wird deshalb das Gelenkgebiet (Ep in Abb. 11, A), das seitlich über den Körperrand hinaussteht, in der Pfeilrichtung gestoßen, mit dem Ergebnis, daß der distal des Gelenkes gelegene Costalrand gegen den Kopf des Insektes zeigt. Dadurch geht der ~~A'O'C'~~ - also der Winkel des Costalrandes beim Gelenk - von 82° auf etwa 60° zurück. Wenn die Elytren gehoben werden, geht der distal des Gelenkes gelegene Rand jedes Flügels wieder um etwa 22° zurück. Grund dafür ist die Tatsache, daß die Querfalte bei *Cicindela* drei Adern kreuzt (bei P4, P5 und P6 in Abb. 10). Die 2. Medial- und die 1. Cubitalader (Abb. 10) sind nicht stark sklerotisiert; die Punkte P5 und P6 unterscheiden sich daher nicht von anderen Teilen dieser Adern. Die dunkelbraune 1. Medialader ist dagegen stark sklerotisiert; bei P4 ist das Chitin dagegen hell gelbbraun. Allgemein ist die Oberfläche der Hinterflügel außer den Chitinplatten im Prä-M1-Feld, im Gegensatz zu den meisten anderen Käfern, schwach sklerotisiert. Überdies kreuzt die Querfalte außer den oben genannten Adern keine weiteren größeren Chitinplatten. Damit hängt es zusammen, daß ein bloßes Heben der Elytren die Flügel nicht veranlaßt, sich voll zu entfalten. Dies hat nur den Erfolg, daß sich die Faltung wegen der Elastizität der beschriebenen, von der Querfalte gekreuzten Adern etwas lockert. Das Entfernen von P6 hat keinen sichtbaren Einfluß auf den Zustand des voll gefalteten Flügels, wohl aber verhindert Entfernen der Punkte P4 und P5 die partielle Entfaltung.

Wenn die Elytren gehoben werden und damit der Winkel, den der Costalrand im Gelenk bildet, sich von 60° auf 82° erhöht, dann gleicht der Zustand des Flügels stark dem von *Cantharis* und *Athous*, bei denen dieser Winkel etwa 90° beträgt. Der nächste Schritt ist, daß die Alae in Fluglage gebracht werden; dies geschieht offensichtlich durch den Streckermuskel, dessen Kontraktion die verschmolzenen Costaladern nach vorne

x) Die Winkel wurden jeweils an 25 Tieren gemessen.

dreht und damit, wie bei *Cantharis* die Flügelfläche ausbreitet. Auch bei dieser Art ergibt deshalb die Amputation der metathorakalen Beine an deren Coxen die völlige Unfähigkeit des Tieres, seine Flügel nach vorne zu bewegen. *Cantharis* und *Athous* öffnen, wie erinnerlich, zuerst ihre Elytren, drehen die Alae in die Fluglage und benutzen sie dann. Dieser Ablauf erfolgt relativ langsam und kann deshalb mit den Augen gut verfolgt werden. Bei *Cicindela* spielt sich das gleiche ab; nur erfolgt die Ausbreitung der Flügel wesentlich schneller als bei *Cantharis* oder *Athous*. Daher entsteht der Eindruck, daß das Öffnen der Elytren und der nachfolgende Flug gleichzeitig erfolgen.

Nach dem Fluge erschlafft der Streck- und kontrahiert sich der Beugemuskel; dadurch werden die Flügel automatisch gefaltet auf die Rückenfläche des Abdomens gebracht. Die Apikalfalte (distale Querfalte) zieht schräg über die große, distal des Randgelenkes gelegene costale Chitinplatte (pl 3 in Abb. 13) weg, die die Flügelspitze vertikal (also vom Körper weg) hochzubiegen sucht; daher berühren sich die beiden Flügel nicht vor dem vollständigen Elytrenschiuß. Dann aber verringert sich der Abstand zwischen den beiden Flügeln; die hochgestellten Flügelspitzen stoßen gegeneinander, wobei ein Flügel unter dem anderen zu liegen kommt (die Chancen sind dabei 50 : 50), und die Spitze des unteren Flügels entlang der Linie der distalen Querfalte caudad abgebogen wird (Abb. 10, E). Die obere Flügelspitze wird in gleicher Weise, aber durch den überliegenden Deckflügel gefaltet. Nach Verkürzen oder völligem Entfernen der Elytren steht daher stets eine Flügelspitze vertikal hoch. Wie oben ausgeführt, bildet der **Costalrand** vor dem völligen Elytrenschiuß im Gelenk normalerweise einen Winkel von etwa 82° . Wenn jedoch ausnahmsweise dieser Winkel größer als 90° ist, dann werden durch den gleichzeitigen Schluß beider Elytren die beiden Flügelspitzen nach hinten (caudad) statt nach vorne gegeneinander gestoßen. Das Ergebnis ist ein Vorstehen des (oder der) Flügelspitze(n) unter dem Hinterrand der Elytren. Dieser Faltungsfehler wird entweder durch "Summbewegungen" oder "abdominale Stoßbewegungen" korrigiert.

Das "Summen" ist ein leises Geräusch, das durch Vibration der gefalteten Flügel unter den leicht angehobenen Elytren erzeugt wird. Die Flügel bewegen sich in schneller Folge auf der Abdomenfläche voneinander weg und aufeinander zu, wahrscheinlich durch die abwechselnde Tätigkeit von Streck- und Beugemuskel. Nach einem oder wenigen Summingeräuschen verschwindet gewöhnlich der vorstehende Flügel unter dem Deckflügel. Bei den "abdominalen Stoßbewegungen" wird die Abdomenspitze zuerst nach oben gekrümmt;

dann stößt sie die gefalteten Flügel gegen die fest geschlossenen Elytren. Das Ergebnis ist, daß die Flügelspitze entfaltet wird (wie Abb. 10, B). Dann bewegt sich das Abdomen kopfwärts; dadurch werden die entfaltenen Flügel erneut unter den Elytren gefaltet. Summ- und abdominale Stoßbewegungen sind also Versuche, die (oder den) fehlerhaft gefalteten Flügel richtig zu falten. Das Auftreten von Abdomenbewegungen läßt schon die Existenz spezialisierter Tergalhaare vermuten; diese liegen auf den distalen Teilen des 5. und 6. Tergums. Die Richtung, in die sie zeigen, ist aber auf den beiden Terga verschieden (Abb. 12): in der Rückenmitte des 5. Tergums weisen sie von der Mittellinie weg, im gleichen Gebiet des 6. Tergums zu ihr hin (Abb. 12); alle liegen mehr oder weniger flach auf der Körperfläche. Jener Teil des Flügels, der am engsten auf dem Körper liegt und folglich von den Tergalhaaren während der abdominalen Stoßbewegungen ergriffen wird, ist die Unterseite der großen, hinter dem Gelenk am Costalrand gelegenen Chitinplatten (pl 3 in Abb. 13). Auch auf ihr sind die Haare verschieden gerichtet (Abb. 13). Wird das Abdomen beim Versuch, die gefalteten Flügel zu entfalten, gehoben, dann scheinen die Haare auf der Rückenmitte des 5. Tergums (A in Abb. 12) Halt zu finden in den Flügelhaaren auf dem dem Costalrand benachbarten Teil der Chitinplatte (A' in Abb. 13) und jene im gleichen Gebiet des 6. Tergums (B in Abb. 12) in den Flügelhaaren des vom Costalrand abgewandten Teiles derselben Platte (B' in Abb. 13). Die caudad zeigenden Tergalhaare werden jene Flügelhaare ergreifen, die näher dem Gelenk zu gelegen sind. Die Flügelhaare auf der Chitinplatte liegen - im Gegensatz zu jenen auf den Terga - nicht flach, sondern schließen sich und der Flügelfläche einen Winkel von etwa 70° ein; Tergal- und Flügelhaare stehen in den einander entsprechenden Gebieten etwa senkrecht aufeinander. Lackieren aller Tergalhaare beeinträchtigt die Fähigkeit zu Faltung und Entfaltung der Flügel; partielles Lackieren (nur der Haare des 5. oder 6. Tergums) läßt die Zahl der abdominalen Stoßbewegungen von normal 1 - 5 auf 4 - 11 anwachsen. Da aber diese Zahl auch von der Stärke des Faltungsfehlers abhängt, ist es schwierig in diesem Zusammenhang einen genauen Unterschied aufzuzeigen.

Zum Schluß sei bemerkt, daß *Cicindela* wie *Athous* die Flügel entfaltet, wenn er in die Luft gehalten und ein Deckflügel künstlich abgehoben wird (s. S. 13-14). Daß hierbei die Behaarung des Abdomens keine Rolle spielt, läßt sich leicht zeigen: die Lackierung aller Tergalhaare vermindert keineswegs die Flugaktivität dieses Käfers.

5. Amara aulica Panz.

Diese häufig auf Pflanzen vorkommenden Käfer besitzen gut entwickelte Hinterflügel nach dem Adephagentyp. Die Elytren sind ziemlich gewölbt mit deutlichen Epipleuren an jedem Seitenrand. Das Randgelenk liegt etwa in der Mitte des Costalrandes; die Art der Falten und damit auch der Faltungsmuster sind denen der Tigerlaukäfer ähnlich. Ebenso ist die Flügelfläche im Ganzen schwach sklerotisiert. Die Mechanismen von Faltung und Entfaltung gleichen denen von Cicindela. Auch bei Amara bewirkt Amputation oder Verkürzen der Elytren das Vorstehen einer Flügelspitze. Welcher der beiden Flügel den anderen überdeckt, beruht auf Zufall, da beide gleichzeitig von den Elytren umschlossen werden; das Verhältnis ist etwa 50 : 50 und zwar nicht nur bei verschiedenen Tieren, sondern auch nach mehreren Flügen beim gleichen Tier. Faltungsfehler werden durch Stoßbewegungen des Abdomens korrigiert (vgl. Cicindela), Summbewegungen aber fehlen dieser Art. Nur das 5. Abdominaltergum trägt spezialisierte Haare, die flach dem Körper aufliegen und gegen die Rückenmittellinie zeigen (Abb. 14). Da die Flügelhaare, die auf diesem Tergum zu liegen kommen, caudad weisen (Abb. 15), stehen Tergal- und Flügelhaare etwa senkrecht aufeinander.

B. Käfer, deren Flügelfaltung besondere Mechanismen erfordert.

- a) Die Flügelfaltung wird durch Abdomenbewegungen in Verbindung mit spezialisierten Tergalhaaren des Abdomens durchgeführt.

Hierher gehören die meisten Käfer der Gruppe B, nämlich die Lamellicornier, sowie Necrophorus, Coccinella, Phyllobius, Spondylis, Bromius und Chrysochloa. Im allgemeinen sind die Entfernungen vom Randgelenk zur Flügelspitze und zur Flügelbasis gleich groß (Tab. 2); daher ist das Faltungsmuster komplizierter als bei den Polyphagen der Gruppe A. Allen diesen Käfern ist die Behaarung einiger oder aller abdominaler Terga gemeinsam; mit deren Hilfe gelingt es, die Alae unter den Elytren einzuklappen, nachdem sie durch die Tätigkeit des Beugemuskels auf die Körperoberfläche gelegt wurden. Die Elytren dienen dazu, die Flügel jeweils entlang der ersten Längsfalte zu falten; ferner sind sie notwendig, um während des Einklappungsprozesses die Flügel nahe an der Körperfläche zu halten. Ihre vollständige Amputation bringt deshalb eine Beeinträchtigung des

Mechanismus. Der Ruhezustand des Flügels ist der ent- und nicht, wie in der Gruppe A, der gefaltete.

TABELLE 2

Länge der Elytren und Alae in Gruppe B
(Mittelwerte aus je 10 Messungen)

Art	Mittl. Länge d. Elytr. (in mm)	Ges. Länge (in mm)	Mittl. Länge d. Alae			
			Ges. Länge (in mm)	Abstand zwischen		
				Basis u. Ge- lenk (in mm)	Gelenk u. Spitze (in mm)	
1. <i>Phyllopertha horticola</i>	6.4	10.9	5.9	5.0	45.9	) Lamelli- cornier- gruppe
2. <i>Amphimallus assimilis</i>	8.8	13.4	7.9	5.7	42.5	
3. <i>Cetonia aurata</i>	13.0	21.5	11.0	10.5	48.8	
1. <i>Necrophorus vespilloides</i>	8.8	18.0	6.1	11.9	66.1	) Necropho- rus-Cocci- nella-Phyl- lobiusgrup.
2. <i>Coccinella septempunctata</i>	6.8	12.0	5.7	6.3	52.5	
3. <i>Phyllobius arborator</i>	4.9	8.5	4.0	4.5	52.9	
1. <i>Chrysochloa cacaliae</i>	7.8	11.4	6.3	5.1	44.7	) Chrysosme- lidengrup.
2. <i>Bromius obscurus</i>	4.8	6.7	4.0	2.7	40.3	
<i>Spondylis buprestoides</i>	11.6	14.4	9.8	4.6	31.9	
<i>Paederus rubrothoracicus</i>	1.7	4.7	1.5	3.2	68.1	

I. LAMELLICORNIER-GRUPPE

1. Phyllopertha horticola L.

Phyllopertha besitzt ziemlich weiche, halbdurchsichtige, mit Haaren besetzte und flache Elytren, die bis zum 5. abdominalen Tergum reichen; die letzten beiden Terga liegen frei. Epipleuren sind nicht deutlich ausgebildet. Die Alae sind gut entwickelt und im Durchschnitt um 4,5 mm länger als die Elytren (Tab. 2). Costa, Subcosta und Radius enden nicht wie bei vielen anderen Arten - am Gelenk, sondern setzen sich bis zur Flügelspitze fort. Die Aderverteilung auf den Lamellicornierflügeln wurde

von STELLWAAG (1914) untersucht. Diese miteinander verschmolzenen Adern besitzen am Randgelenk eine merkliche Einschnürung und ermöglichen so die Querfaltung (Abb. 16). Der Abstand zwischen Randgelenk und Flügelspitze ist um wenigstens geringer als der zwischen Basis und Gelenk (Tab. 2). Wenn der Käfer vom Fluge landet, werden die ausgebreiteten Alae rückwärts gedreht; ihnen folgen die Elytren. Kommen jene auf der Oberfläche des Abdomens zur Ruhe, so faltet sich jeder Flügel durch den vom Außenrand der Elytren ausgeübten Druck entlang der Linie der Prä-M1-Falte (Abb. 16).

Abgesehen von der Costaladerregion ist das ganze Prä-M1-Feld eine Eintiefung (Abb. 16, A; Querschnitt ab u. cd). Das Apikalgebiet des Feldes ist besonders biegsam, da es eine Zahl von membranösen Längslinien enthält. Im Prä-M1-Feld liegen einige Chitinplatten (pl 1, pl 2 und pl 4); sie verhindern, daß die Flügel vor der Prä-M1-Falte, die die erste - und zwar konkave - Falte auf der Flügelfläche ist, längsgefaltet werden. Der mechanische Stoß, der von den Elytren auf den distal des Randgelenkes gelegenen Costalrand ausgeübt wird, veranlaßt daher die Faltung des tief liegenden Prä-M1-Feldes entlang der Prä-M1-Faltungslinie. Das Prä-M1-Feld wird dabei teilweise durch das anschließende, höher gelegene Gebiet an der nächsten Faltungslinie, der konvexen Post-M1-Falte, überdeckt (Abb. 16, B). Dies ist der erste Schritt der Flügel faltung; sein Ergebnis ist die Kreuzung von rechter und linker Flügelspitze (Abb. 17). Jeder Flügel wird dann für sich eingeklappt durch die Tätigkeit der spezialisierte Haare tragenden Abdominalterga, verbunden mit deren Rück-Vorwärtsbewegung; er dreht sich dabei im Randgelenk nach innen. Bei der rückwärts gerichteten Bewegung wird das Abdomen leicht gesenkt, bei der entgegengesetzten leicht angehoben. Wenn sich das Abdomen vor- und aufwärts bewegt, wandert die Flügelspitze seitlich entlang des Körperrandes (Abb. 16, 17). Im Endstadium der Faltung sind die Post-M1- und Post-M2-Falten wieder ausgebreitet; nur die Prä-M1- und die Querfalte sind beansprucht (Abb. 16, D). Die durch das Randgelenk ziehende Querfalte läuft über drei Chitinstrukturen: pl 2 bei P2, pl 3 bei P3 und die Basis von M2 bei P4. Die Struktur dieser Chitinplatten bedingt die gewaltsame Methode, die Flügel durch das Abdomen unter die Elytren zu schieben; denn ihre Elastizität sucht dauernd die gefalteten Flügel zu entfalten, wenn nur die sie haltende Kraft nachläßt.

Zuerst wird ein Flügel vollständig eingeklappt und dann erst folgt der zweite; dabei kommt stets der erste unter dem zweiten Flügel zu liegen

Der linke Flügel beginnt etwas häufiger als der rechte (Tab. 3); doch ist der Seitenunterschied gering. Jeder der 10 Käfer wurde 10 mal in die Luft geworfen, um ihn zum Fliegen zu bringen.

TABELLE 3

Welcher Hinterflügel wird bei *Phl. horticola* zuerst eingeklappt?
(je 10 Versuche mit 10 Individuen)

Ind. Nr.	zuerst rechter Flüg.	zuerst linker Flügel	Summe
1.	7 mal	3 mal	10 mal
2.	5 "	5 "	"
3.	4 "	6 "	"
4.	5 "	5 "	"
5.	4 "	6 "	"
6.	1 "	9 "	"
7.	4 "	6 "	"
8.	3 "	7 "	"
9.	4 "	6 "	"
10.	3 "	7 "	"
Summe: 40 mal			60 mal
			100 mal

Die Bedeutung der Elytren ergibt sich aus Amputations-Versuchen (Tab. 4). Da bei dieser Art rechter und linker Hinterflügel unabhängig eingeklappt werden, war es notwendig, zuerst ein Elytron und dann das andere abzuschneiden. Gruppe I mit V bestehen aus je 10 Individuen; dabei wurde jedes Tier zweimal verwendet; z.B. wurde bei Nr. 1 zunächst 1/4 des rechten Vorderflügels abgeschnitten und die Zahl der abdominalen Stoßbewegungen, durch die die Alae vollständig hineingeschoben wurden, festgestellt; anschließend wurde dem gleichen Käfer auch das linke Elytron beschnitten. Die Verkürzung eines Deckflügels zu 1/4 hat nur geringe Bedeutung für den Einklappungsmechanismus der Flügel, die beider Elytren zu je 1/4 erfordert eine fast doppelt so große Zahl von abdominalen Stoßbewegungen wie bei normalen Käfern. Die Entfernung der Hälfte beider Elytren (Gruppe III) läßt die Zahl der Abdominalbewegungen auf das 4- bis 6-fache ansteigen. Die Amputation von 3/4 beider Elytren (Gruppe IV) macht die Flügelfaltung für den Käfer sehr schwierig, aber noch nicht ganz unmöglich. Der

Elytrenrest genügt zwar nicht mehr, um die Längsfaltung entlang der Prä-M1-Falte vollständig durchzuführen. Er kann aber die Alae oft noch so weit auf die Körperoberfläche herabdrücken, daß die Tergalhaare bei den abdominalen Stoßbewegungen die Flügelspitze erfassen und, wenn auch mit Mühe, nach vorne schieben können. Dabei wird automatisch auch die Flügellängsfaltung vervollständigt. Bei der beidseitigen Elytrenamputation zu $3/4$ wurde die untere Ala, die dem Körper enger anliegt, von 8, die andere Ala aber nur von 2 der 10 Tiere hineingeschoben, weil diese zweite Ala über der ersten liegt und beim Fehlen eines so großen Teiles der Elytren nicht dicht genug über der Körperoberfläche gehalten werden kann. Die Tarsen der Hinterbeine der entsprechenden Seite werden in diesem Falle wohl auch benutzt, um die Alae dichter an die Abdomenoberfläche zu drücken; aber selbst, wenn einige schließlich mit Erfolg beide Alae einklappen, ist dies nur von kurzer Dauer, denn früher oder später wird ein oder werden beide Flügel locker und breiten sich aus. Die Zahl der abdominalen Stoßbewegungen für das Einklappen des ersten Flügels ist stets geringer als die für den zweiten, da der erste direkt auf dem Abdomen ruht, der letztere dagegen teilweise auf dem gefalteten ersten Flügel. Wenn der erste Flügel entfernt wird, dann geht die Zahl der Stoßbewegungen für den zweiten Flügel zurück und ist gleich der sonst für den 1. Flügel benötigten. Wenn schließlich der rechte Deckflügel vollständig abgeschnitten wurde (Gruppe V), kann zwar noch der linke Hinterflügel einge-klappt werden, aber der rechte entfaltet sich wieder. Die vollständige Amputation beider Elytren dagegen läßt die Alae flach und ungefaltet auf der Körperfläche liegen; die Tergalhaare erreichen die Flügelfläche nicht. Die Anwesenheit der Elytren ist also sowohl für die Faltung entlang der Prä-M1-Falte als auch für die normale Einklappung der Alae unter die Elytren wesentlich.

Das 4. und 5. Tergum ist mit dicht stehenden, langen und zur Mittellinie zeigenden Haaren besetzt (Abb. 18); die des 5. Tergums stehen dabei besonders dicht. Alle Tergalhaare liegen mehr oder weniger flach auf dem Abdomen. Andererseits sind die längsten und kräftigsten Flügelhaare auf der Unterseite des Prä-M1-Feldes unmittelbar hinter dem Randgelenk konzentriert (Abb. 19). Sie sind direkt zum Costalrand gerichtet und stehen mehr oder weniger aufrecht, d.h. sie bilden mit der Flügelfläche einen Winkel von etwa 70° (60° - 90°). Die übrigen Haare dieses Feldes zeigen gegen die Flügelspitze und besitzen einen Haarwinkel von etwa 45° (30° - 90°). Wenn nach dem Fluge die Alae auf die Abdomenfläche niedergebracht werden, ruhen die Haare hinter dem Randge-

Beziehungen zwischen dem Flügelfaltungsmechanismus und der teilweisen Amputation der 1. Flügel liegt stets unter dem 2. Flügel; beim Abschneiden der 1. Flügel als erster gefaltet

Zahl der abdominalen Stoßbewegungen bis

Gruppe I		Gruppe II				Gruppe III			
Beide Elytren vorhanden		recht. Elytr. zu 1/4 abgeschnitten		beide Elytr. zu 1/4 abgeschnitt.		recht. Elytr. zu 1/2 abgeschnitt.		beide Elytr. zu 1/2 abgeschnitt.	
1. Fl.	2. Fl.	li. Fl.	r. Fl.	1. Fl.	2. Fl.	li. Fl.	r. Fl.	1. Fl.	2. Fl.
3	4	3	5	5	8	5	15	1	1
4	4	4	5	5	8	4	13	1	1
3	3	3	7	8	11	4	11	1	1
3	5	3	5	6	10	6	8	1	1
5	5	4	8	6	9	5	12	1	1
4	4	5	7	7	6	4	13	1	1
3	6	3	5	8	9	5	18	1	1
3	4	4	6	10	13	7	9	1	1
4	4	3	6	7	10	4	18	1	1
3	3	4	9	9	9	6	11	1	1
Total:	35	42	36	63	71	93	50	128	13
Durchschn.	3.5	4.2	3.6	6.3	7.1	9.3	5.0	12.8	1.3
	1.00	1.20	1.03	1.80	2.03	2.66	1.43	3.66	0.10

vollständigen Entfernung der Elytren bei *Phyllopertha horticola*;
 einer Elytre wird der Flügel auf der noch vollständigen Seite
 0 - 24 ° C)

igen Flügelfaltung (∞ : keine Faltung)

Gruppe IV				Gruppe V			
recht. Elytr. zu 3/4 abgeschnitt.		beide Elytr. zu 3/4 abgeschnitt.		recht. Elytr. voll- ständig entfernt		beide Elytr. voll- ständig entfernt	
li. Fl.	r. Fl.	1. Fl.	2. Fl.	li. Fl.	r. Fl.	1. Fl.	2. Fl.
6	36	21	∞	9	∞	∞	∞
8	39	25	∞	11	∞	∞	∞
6	34	14	∞	11	∞	∞	∞
6	42	∞	∞	13	∞	∞	∞
7	29	27	∞	19	∞	∞	∞
10	23	39	139	8	∞	∞	∞
7	45	∞	∞	12	∞	∞	∞
8	38	29	∞	13	∞	∞	∞
8	35	26	∞	11	∞	∞	∞
9	31	29	162	9	∞	∞	∞
75	352	-	-	116	∞	∞	∞
7.5	35.2	(14-∞)	(139-∞)	11.6	∞	∞	∞
2.14	10.06	4.00-∞	39.7-∞	3.31	∞	∞	∞

lenk direkt auf dem 5. Tergum des Abdomens. Die auf- und kopfwärts gerichteten Bewegungen des Abdomens lassen Tergal- und Flügelhaare eines bestimmten Gebietes während des Flügelrückziehens mit einem rechten Winkel ineinandergreifen; dadurch werden die Flügel in ihrer Endlage im Subelytralraum quergefaltet. Das Lackieren entweder der Tergal- oder der Flügelhaare sollte also den Faltungsmechanismus lähmen (Tab. 5). Jede Versuchsgruppe besteht aus 5 Tieren, von denen jedes fünfmal hintereinander in die Luft geworfen und so zum Fliegen gebracht wurde. Bei der Gruppe 5 fährt das Abdomen mit seinen Bewegungen fort, aber die Alae bleiben unter den Elytren hervorgestreckt.

Lackieren der Flügelhaare des unmittelbar hinter dem Randgelenk gelegenen Gebietes behindert gleichfalls den Faltungsmechanismus. Da jedoch die Flügel von *Phyllopertha* recht klein sind, wurden die von *Melolontha melolontha* benutzt; lackiert wurde dabei mit gewöhnlichem, farblosem Nagellack, der sich besser als Schellack bewährte, da er schneller trocknet und durch Abdomenbewegungen nicht abgerieben wird. Der Nagellack wurde zweimal dünn mit einem Pinsel auf die Unterseite des unmittelbar hinter dem Gelenkgebiet gelegenen Prä-M1-Feldes aufgetragen, in dem die Flügelhaare gegen den benachbarten Costalrand zeigen. Stets wurde mikroskopisch nachgeprüft, ob alle Haare in dem behandelten Gebiet lackiert waren. Anschließend wurde jedes der 10 für ein Experiment benutzten Tiere in die Luft geworfen, um es zum Fliegen zu bringen. Nach dem Landen wird der lackierte Flügel normal entlang der Prä-M1- und Post-M2-Falte gefaltet, genau wie der unbehandelte zweite Flügel, aber während der letztere durch die Abdomenbewegungen eingeklappt wird, erfolgt dies bei ersterem in keinem Falle. Nach Entfernen des Nagellackes gewann das Tier wieder die Fähigkeit, ihn normal zurückzuschieben. Ob das ganze Prä-M1-Feld oder nur die hinter dem Randgelenk gelegene Region lackiert worden waren, stets war das Ergebnis das gleiche. Diese Versuche zeigen, daß beim Faltungsmechanismus der Flügel Tergal- und Flügelhaare ineinandergreifen, da das Lackieren der einen von beiden schon den Ablauf des ganzen Mechanismus verhindert. Die unmittelbar hinter dem Randgelenk gelegenen Haare sind dabei die wichtigsten, da hier der Ausgangspunkt für das Flügeleinklappen liegt.

TABELLE 5

Ergebnisse von Lackierversuchen an haartragenden Terga bei *Phyllopertha horticola* (Temp. 22 ° - 24 ° C). n=5 in jeder Gruppe (∞ : keine Faltung)

Gruppe	Lackiertes Tergum (Terga)	Zahl d. abdominalen Stoßbeweg. für den Einfalten des	
		1. Flügels	2. Flügels
1.	-	3.5 (3 - 5)	4.2 (3 - 6)
2.	3	"	"
3.	5	6.8 (5 - 10)	10.4 (7 - 12)
4.	4	7.4 (6 - 13)	11.2 (9 - 16)
5.	5 + 4	∞	∞

Ein bloßes Anheben der Elytren läßt vor dem Fluge die voll gefalteten Flügel wegen der Elastizität der von der Querfalte durchzogenen Chitinplatten (S. 26) auf der Abdomenfläche entfalten. Wenn die Basis vom M2 bei P4 (an der lebenden *Phyllopertha*) abgeschnitten wird, dann hat das keinen feststellbaren Einfluß auf die gefalteten Flügel; wenn dagegen die beiden Chitinplatten pl 2 und pl 3 bei P2 bzw. P3 durchschnitten wurden, dann bleiben die Flügel auch nach dem Anheben der Elytren gefaltet. Ein Schnitt kurz vor oder hinter diesen Punkten hindert aber die Entfaltung nicht. Bei den voll gefalteten Flügeln von *Melolontha melolontha* bildet der Costalrand am Gelenk einen Winkel von etwa 50 °. Der Schnitt bei P2 oder P3 läßt ihn auf ca. 70 °, bei beiden auf ca. 63 ° ansteigen; der Rest muß auf die Sklerotisierung der Flügelfläche, über die die Querfalte läuft, zurückgeführt werden.

Die Entfaltung der Flügel nach dem Öffnen der Elytren beruht also wesentlich auf der Elastizität ihrer Chitinstrukturen, die der Haltewirkung der Elytren entgegenwirkt. Der entfaltete Flügel ruht auf der Dorsalfläche des Körpers, wobei der Costalrand jedes Flügels parallel zum entsprechenden Seitenrand des Abdomens liegt. Durch die Kontraktion des Streckers werden die Flügel von der Körperseite nach vorne in die Fluglage gebracht. Im Gegensatz dazu war bei der 1. Gruppe der Streckmuskel sowohl für die Entfaltung der gefalteten Flügel als auch für die Vorwärtsdrehung in die Fluglage verantwortlich.

2. Amphimallus assimilis Hbst

Morphologisch zeigt diese Art große Ähnlichkeit mit *Phyllopertha horticola*, jedoch mit folgenden Abweichungen:

1. die Haare auf den Hinterflügeln sind auf das unmittelbar hinter dem Randgelenk gelegenen Gebiet konzentriert, während die anderen Teile fast völlig haarfrei sind (Abb. 20);
2. die Haare der Terga 4 und 5 zeigen etwas mehr kopfwärts als die bei *Phyllopertha* (Abb. 21).

Amphimallus zieht in 69 % der Fälle zuerst den linken Hinterflügel zurück (der linke liegt dann unter dem rechten); diese Prozentzahl ist etwas höher als bei *Phyllopertha* (S. 21).

Die Faltungsmechanismen der *Alae*, sowie die Ergebnisse von Lackierversuchen an den behaarten Terga stimmen mit denen bei *Phyllopertha horticola* überein.

3. Cetonia aurata L.

Die Elytren sind, im Vergleich zu den beiden schon behandelten *Lamellicorniern*, weitaus höher und haarärmer; sie sind unbeweglich und bleiben während des Fluges geschlossen. Sie besitzen vorn-außen einen Fortsatz (Abb. 22, a' bei x), der das Gebiet der Hinterflügelbasis überdeckt (die Elytren der *Cetoniinae* wurden von HERBST 1952 untersucht). Dieser Fortsatz spielt beim Niederbringen der *Alae* auf die Dorsalfläche des Körpers eine wichtige Rolle. Wird er entfernt und die darunter liegende Flügelbasis dadurch freigelegt, so dreht sich der Flügel nach dem Fluge nur soweit nach hinten, daß der Costalrand mit der Körperseite einen Winkel von 45° - 50° bildet (Abb. 22, a) und bleibt in dieser Lage. Wird andererseits ein Elytron bis auf dieses die Flügelbasis bedeckende Gebiet völlig entfernt, so kann der Käfer ohne Schwierigkeit seine Flügel auf das Abdomen niederlegen, sodaß der Costalrand des Flügels parallel zum Seitenrand des Abdomens zu liegen kommt. Wenn bei Ruhelage der Flügel das über der Flügelbasis liegende Gebiet des rechten Elytrons entfernt wird (Abb. 22, a), dann dreht sich die Flügelbasis nach außen, vom Körper weg; da der Innenrand des Flügels von keiner starken und steifen Ader wie der Costalrand gestützt wird, fällt sie nach unten, sodaß die ganze Flügelfläche in zwei Ebenen liegt (Abb. 22, b). Der Basalrand des Hinterflügels ruht nicht auf der Tergalfläche, sondern liegt neben den Abdomenseiten (Abb. 22, a). Ein vollständiger Deckflügel (Abb. 23, a) legt dagegen

die Basis des Hinterflügels fest, so daß dieser sich nicht vom Körper weg-bewegen kann; die ganze Flügelfläche wird deshalb in einer Ebene gehalten, ohne daß der Innenrand nach unten hängt (Abb. 23, b); der Basalrand ruht auf den Terga 1, 2 und 3 (Abb. 23a, 24). Anders als bei den beiden anderen hier untersuchten Lamellicorniern tragen die hinteren Ecken dieser drei Terga spezialisierte Haare (Abb. 24), die zusammen mit Abdomen-bewegungen die Alae auf die Dorsalfläche des Körpers bringen.

Die Abdomenbewegungen sind ziemlich komplex; man kann 3 Formen unterscheiden: nach hinten-unten, nach vorne- (zum Kopf) oben gerichtete Bewegungen und seitliche Pendelbewegungen der Abdomenspitze. Die ersten beiden Bewegungsformen dienen wie bei *Phyllopertha* (S. 20) dem Flügelbergen; durch die 3. Bewegung dagegen werden die Alae dorsad gedreht, so daß sie auf der Körperfläche zu liegen kommen. Wenn die nach hinten und unten und zugleich seitwärts gerichtete Abdomenbewegung Punkt a der Abb. 24 nach a' bringt, wird der linke Flügel nach hinten gezogen, und zwar zuerst mit Hilfe der Haare auf den Terga 1, 2 und 3, dann durch die anschließende Bewegung nach vorne und oben; dabei kehrt a' nach a zurück und gleichzeitig wird der rechte Hinterflügel auf die Oberfläche des Körpers gelegt. Wird a zuerst nach a" gebracht, dann geht der rechte Flügel dem linken voran. Während der nach unten gerichteten Abdomenbewegung wird der innere Rand jedes Flügels noch in Berührung mit der Oberfläche der ersten drei Terga gehalten. Sobald die Flügel auf dem Abdomen ruhen, kommen sie unter die unbeweglichen, geschlossenen Elytren und werden entlang der Prä-M1-Falte so gefaltet und zugleich distal eingeklappt, daß sich ihre Spitzen wie bei *Phyllopertha* und *Amphimallus* überkreuzen. Entfernt man ein Elytron vollständig und legt den Flügel durch Druck auf eine vor dem Randgelenk gelegene Stelle auf die Abdomenfläche, so bleibt er völlig flach und ungefaltet. In diesem Falle werden häufig die Hinter-Beine benutzt, um die Flügel dichter an den Körper zu bringen; dadurch können die Tergalhaare in Berührung mit jenen Haaren kommen, die unmittelbar hinter dem Randgelenk sitzen, und die Flügel entlang der Prä-M1-Falte gefaltet werden. Die Flügel werden dann durch die Tätigkeit der spezialisierten Haare auf den Terga 4 und 5 eingeklappt (Faltungsmuster wie bei Abb. 17). Das Gebiet, das diese Haare besetzen, und die Richtung, in die sie zeigen, sind etwa von *Phyllopertha* und *Amphimallus* verschieden. Die seitlichen Haare zeigen caudad, die näher an der Mittellinie schräg nach vorne (Abb. 25, b). Bei *Cetonia* sind die Haare auf beiden Seiten der Flügelfläche auf die hinter dem Randgelenk gelegene Region

konzentriert, während der übrige Teil des Prä-M1-Feldes von ihnen fast frei ist (Abb. 26). Die Flügelhaare zeigen also nur in einer Richtung und zwar gegen den benachbarten Costalrand. Die Haare der Flügelunterseite verzahnen sich deshalb zuerst mit den caudad und dann, wenn das Einklappen weiter fortgeschritten ist, mit den kopfwärts weisenden Tergalhaaren. Diese Verhältnisse weichen etwas von denen bei *Phyllopertha* ab, wo das gesamte Prä-M1-Feld mit Haaren bedeckt ist. Die Lackierversuche (Tab. 6) bestätigen auch hier die große Bedeutung der Tergalbehaarung.

TABELLE 6

Ergebnisse der Lackierversuche an den behaarten Terga von *Cetonia aurata* (Temp. 21 ° - 23 ° C); 6 Tiere in jeder Gruppe, jeweils mehrmals benutzt.

Gruppe	Lackiertes Tergum (Terga)	Zahl d. abdomin. Stoßbeweg. x) die zum völligen Bergen beider Flügel notwendig sind. (∞ keine Faltung)
1. a	-	2 (1 - 3)
b	4	5.6 (4 - 9)
2. a	5	4.5 (3 - 7)
b	4 + 5	∞

x) Bei *Cetonia* werden für das Einklappen jedes Flügels gleich viel abdominale Stoßbewegungen benötigt, wahrscheinlich wegen der dicken, festen und unbeweglichen Elytren, welche dazu dienen, die Flügel eng am Körper zu halten.

Vor dem Flug wird - da die Elytren unbeweglich sind - das Abdomen gesenkt, um beide Alae zu entfalten. Der Mechanismus der Entfaltung entspricht dem bei *Phyllopertha* (S. 24).

II. NECROPHORUS-COCCINELLA-PHYLLOBIUS-GRUPPE

Trotz der Zugehörigkeit zu verschiedenen Familien ist die Faltungsart gleich, sodaß sie zusammen betrachtet werden können.

1. *Necrophorus vespilloides* Hrbst.

Dieser häufige Totengräber besitzt verkürzte, rotbraun und schwarz gemusterte Elytren, die das 4. Abdominaltergum erreichen, aber den Rest des Abdomens unbedeckt lassen. Die Epipleuren sind gut entwickelt. Der Hinterflügel trägt am Gelenk ein Stigma (Abb. 27, A; St). Da die Elytren verkürzt sind, werden die verhältnismäßig langen Alae zweimal quergefaltet. Der Abstand zwischen Randgelenk und Spitze ist ungefähr doppelt so groß wie der zwischen Gelenk und Basis (Tab. 2); diese Lage des Randgelenkes ist offenbar für Arten mit verkürzten Elytren und voll entwickelten Alae eigentümlich.

Nach dem Flug werden die Alae durch die Kontraktion des Flexormuskels auf die Abdomenfläche gebracht; ihnen folgen unmittelbar die Elytren. Dabei drückt deren distaler Außenrand gegen den hinter dem Randgelenk gelegenen Costalrand der Flügel, diese zugleich gegeneinander und veranlaßt so die Faltung jedes Flügels entlang der Prä-M-Faltungslinie (Abb. 27). Hinter dem steifen Costalrand liegt das Prä-M-Feld als membranartige Eintiefung (Abb. 27, Querschn. ab, cd) mit zwei schwach chitinierten Platten (pl 1 und pl 2); diese verhindern, daß die Flügel durch den mechanischen Stoß auf den distalen Costalrand bereits vor der Prä-M-Falte gefaltet werden. Da die Prä-M-Falte vertieft ist, wird ein Teil des Prä-M-Feldes durch das anschließende höhere Gebiet entlang der konvexen Linie der Prä-Cul-Falte überdeckt (Abb. 27, B; auch Querschn. ab, cd). Nach dieser einleitenden Längsfaltung werden beide Flügel gleichzeitig mit je zwei Querfaltungen durch Abdomenbewegungen unter die Elytren geschoben. Die körpernahe Querfalte läuft durch das Randgelenk und kreuzt eine Chitinplatte und 5 Adern (Abb. 27, A). Der Bau des Randgelenkes ist wie bei den Lamellicornien (Abb. 27, A; p₁); die Chitinplatte (pl 2) und die Adern sind nicht stark sklerotisiert, sodaß die Stellen, an denen sie von der Querfalte gekreuzt werden, nicht von den übrigen Aderteilen verschieden sind. Eine Ausnahme macht die recht starke 1. Cubitalader; bei ihr ist der Kreuzungspunkt P7 durch eine plötzliche Verschmälerung der Ader gekennzeichnet (Abb. 27, A). Die zweite (Medial-) Querfaltungslinie weiter distal ist keine echte Faltungslinie, da ihr Verlauf auf der Flügelfläche nicht morphologisch kenntlich ist. Da das Randgelenk wesentlich näher an der Flügelbasis als an der -spitze liegt, wird es jedoch notwendig, daß die Flügel nochmals irgendwo zwischen Gelenk und Spitze gefaltet werden. Diese distale Querfaltungslinie ist durch den Abstand zwischen Analfalte und proximaler Querfalte bestimmt; das hinter dem Randgelenk gelegene Gebiet jedes Flügels wird durch das Ab-

domen soweit als möglich unter das vor dem Gelenk gelegene Gebiet gestoßen, so weit, wie die Analfalte es gestattet. In Kürze: Der Abstand zwischen Anal- und proximaler Querfalte ist gleich dem zwischen dieser und der distalen Querfalte (Abb. 27, D₁).

Haare, die am Flügelbergen beteiligt sind, wurden auf den 2., 3. und 4. Tergum gefunden. Auf dem 4. Tergum zeigen sie schräg kopfwärts und bilden mit der Abdomenfläche einen Winkel von etwa 45°; bei den übrigen (2. und 3.) Terga liegen die Haare flach auf dem Körper und weisen zur Rückenmitte und caudad (Abb. 28). Andererseits liegen gut entwickelte Flügelhaare beidseits auf dem Prä-M-Feld: jene im Costalgebiet hinter dem Gelenk gegen die benachbarte Costalader, der Rest zur Flügelspitze (Abb. 29). Mit der Flügelfläche bilden sie einen Winkel von etwa 70°.

Nach dem Flug liegen die noch nicht quergefalteten Flügel auf der Körperfläche: dabei ruht das distal des Randgelenkes, unmittelbar hinter der proximalen Querfalte gelegene Gebiet jedes Flügels auf dem 4. Abdominalglied. Die Bewegungen des Abdomens gleichen denen bei Phyllopertha (S. 20). Wenn sich das Abdomen vor- und aufwärts bewegt, werden beide Flügel gleichzeitig unter die geschlossenen Elytren geschoben, wobei Tergal- und Flügelhaare ineinandergreifen. Der Mechanismus wird durch das oben über Richtung und Winkel der entsprechenden Haare Gesagte klar und durch Lackierungsversuche an den Tergalhaaren (Tab. 7) bestätigt.

TABELLE 7

Ergebnis der Lackierversuche an den behaarten Terga bei *Necrophorus vespilloides* (Temp. 23° - 25° C); 5 Käfer je Gruppe

Gruppe	Lackiertes Tergum (Terga)	Zahl d. abdom. Stoßbewegg. die zur völligen Flügel-faltung notwendig sind (∞ : keine Falt.)
1. a	-	5.7 (5 - 9)
b	2	6.3 (5 - 10)
2. a	4	13.0 (11 - 19)
3. a	3	9.1 (7 - 13)
b	3 + 4	∞

Werden die distalen Viertel der Elytren entfernt, so behindert dies den Einklappmechanismus nicht sehr: die Alae verschwinden nach durchschnittlich 6,5 (5 - 11) Stoßbewegungen. Wird die Hälfte der Elytren abgeschnitten, so steigt dagegen die Zahl der Abdomenbewegungen stark und zwar auf 17 (13 - 27)^{x)} an; werden sogar 3/4 der Elytren entfernt, so versagt der Flügeleinklappungs-Mechanismus vollständig und die Alae bleiben völlig gestreckt: die Elytren sind nun zu kurz, um einen Druck auf den **Costalrand** der Flügel auszuüben, diese entlang der Prä-M-Falte zu falten und sie dicht über dem Körper zu halten; das Abdomen erreicht mit seinen aufwärts gerichteten Bewegungen nicht die Oberfläche der Flügel.

Vor dem Flug läßt das Öffnen der Elytren automatisch, wegen der Elastizität der von der Querfalte gekreuzten Chitinplatten und -adern, die Flügel sich entfalten. Die Entfaltung der distalen Querfalte ist auf die allgemeine Sklerotisierung der Flügelfläche und der Costaladern in diesem Gebiet zurückzuführen.

x) Die Zahl der Abdominalbewegungen ist bei dieser Art weniger genau als bei den anderen untersuchten Arten zu ermitteln - besonders bei größeren Zahlen -, da der zeitliche Abstand zwischen den einzelnen Bewegungen stark schwankt.

2. Coccinella septempunctata L.

Die Coccinelliden unterscheiden sich von vielen anderen Käfern durch ihre stark konvexen, hoch gewölbten Elytren, die nicht nur die Dorsal-, sondern auch völlig die Lateralseiten des Abdomens überdecken. Die Alae sind fast doppelt so lang wie die Elytren und der Abstand zwischen Randgelenk und Flügelspitze ist etwas länger als der zwischen Basis und Gelenk (Tab. 2). Alle Adern sind in der vorderen Hälfte des Flügels konzentriert (Abb. 30, A) und enden kurz vor dem Randgelenk, sodaß das Gebiet zwischen dem Ende der Adern (C, Sc, R und M) und der Spitze frei von normal chitinierten Adern ist (M ist eine convexe, fast membranartige Falte, da die Chitinisierung sehr gering ist). Das Randgelenk liegt unmittelbar hinter der gemeinsamen Endplatte von C, Sc und R, ist aber nicht wie bei dem Lamellicornierflügel gut gekennzeichnet.

Die erste Längsfaltung entlang der Prä-M-Falte und die in drei Schritten durchgeführten Querfaltungen gehen ganz ähnlich wie bei *Necrophorus* vor sich (S. 28).

Alle Abdominalterga (1 - 7) tragen spezialisierte Haare; die längsten und am dichtesten angeordneten stehen auf den Terga 5 und 6. Auf den proximalen Terga (1, 2 und 3) sind sie kurz, stumpf und weniger spezialisiert. Ihre Richtung: die der Terga 1, 2, 3 und 7 zeigen zur Rückenmitte und caudad; auf den 4. - 6. Terga ist ein Teil gegen das entsprechende Pleuron gerichtet, während der Rest schräg zur Rückenmitte weist (Abb. 31). Die Tergalhaare liegen flach auf dem Körper. Auch die beiden Flügelseiten sind benaart; die längsten Haare stehen auf der aderfreien, distalen Hälfte (Abb. 32); in der anderen Hälfte sind sie wesentlich kürzer und weniger dicht. Innerhalb des aderfreien Gebietes ist die Länge der Haare im ganzen Gebiet aber fast gleich. Der Haarwinkel beträgt rund 65° . Diese Verhältnisse sind ganz verschieden von denen bei Lamellicorniern, bei denen die bestentwickelten Haare in einem kleinen Gebiet hinter dem Randgelenk konzentriert sind. Der Unterschied hängt wohl damit zusammen, daß bei *Coccinella* die Flügel nicht nach der Seite umgeklappt werden (Abb. 30, C, D): das distal vom Randgelenk gelegene Gebiet bewegt sich vielmehr, wie bei *Necrophorus*, gerade kopfwärts, sodaß die Unterseite dieser Region in direkten Kontakt mit dem Abdomen kommt. Vor dem Einklappen liegt das Randgelenkgebiet des Flügels auf dem 5. und 6. Tergum; dabei stehen die Tergal- und Flügelhaare annähernd rechtwinklig zueinander.

Das normale Tier braucht für das Flügelfalten durchschnittlich 6,5 abdominale Stoßbewegungen. Schneidet man vom rechten Elytron distal 1 mm ab, dann sind zum Bergen des rechten Hinterflügels nach dem Flug noch zusätzlich 2 bis 4 Abdomenbewegungen nötig. Entfernt man dagegen von einem Elytron 1,5 mm, so wird das Bergen des zugehörigen Flügels bereits schwierig; von 20 Tieren mißlang es bei 11 (Abb. 33, a). Jene 9 Tiere, die noch zum Bergen fähig waren, benötigten zusätzlich 15 bis 24 abdominale Bewegungen. Abschneiden von 2 mm machte das Einfalten des Hinterflügels vollends unmöglich; der vorstehende Flügel war nur schwach entlang der Prä-M-Linie gefaltet (Abb. 33, b). Diese Längsfaltung findet nicht mehr statt, wenn 3 mm abgeschnitten werden, da dadurch das Randgelenkgebiet freigelegt wird (Abb. 33, c). Wird schließlich ein Elytron vollständig entfernt, so bleibt der Flügel mit dem Vorderrand nach unten (Abb. 33, d) längs der Abdomenseite liegen, nicht wie bei den anderen bisher untersuchten Käfern flach auf der Abdomenoberfläche.

Der voll gefaltete Flügel ist annähernd 1 mm kürzer als das überlagernde Elytron (Abb. 34). Daher kann das Tier, wenn gerade 1 mm von der Spitze

des Deckflügels abgeschnitten wurde, den Hinterflügel noch ohne große Schwierigkeiten bergen. Abschneiden von 1,5 mm legt jedoch schon einen kleinen Teil des gefalteten Flügels frei. Bei *Coccinella* ist wegen der stark konvex gewölbten Elytren, ein vergleichsweise großer Raum zwischen dem Deckflügel und der Oberfläche der gefalteten Ala. In Abb. 34 ist die einzige Stelle des Flügels, die in Berührung mit dem Deckflügel kommt, als Punkt a bezeichnet. Wie später noch dargelegt werden soll, ist der ungefaltete der Ruhezustand des Flügels. Deshalb bleibt er nur gefaltet, so lange Punkt a durch den Deckflügel gehalten wird. Wird diese mechanische Stütze entfernt, dann kehrt der Flügel, befreit vom Druck, in seine normale Ruhelage zurück, indem er sich sofort entfaltet (Abb. 35).

Die Ergebnisse von Lackierversuchen an den behaarten Terga (Tergum) zeigt Tabelle 8. Jede Gruppe besteht aus 10 Individuen, die so oft in verschiedenem Ausmaße lackiert wurden, wie jede Gruppe in der Tabelle unterteilt ist. Nach der Behandlung wurde jedes Tier umgedreht auf eine glatte Oberfläche gelegt und so veranlaßt, beide Flügel zu öffnen.

TABELLE 8

Ergebnisse von Lackierversuchen an behaarten Terga bei *Coccinella septempunctata* (Temp. 21 ° - 25 ° C); n=10 Indiv. pro Gruppe

Gruppe	Lackiertes Tergum (Terga)							Zahl d. abdom. Stoßbewegg. zur völligen Faltung der Flügel (∞ : keine Faltung)
	1	2	3	4	5	6	7	
1 a	-	-	-	-	-	-	-	6.5 (5 - 9)
b	x	x						"
2			x					6.8 (5 - 11)
3 a				x				7.2 (6 - 13)
b			x	x				9.1 (7 - 16)
4 a					x			12.7 (9 - 17)
b				x	x			13.3 (9 - 19)
c			x	x	x			14.2 (10 - 22)
5 a						x		12.3 (9 - 16)
b					x	x		26.3 (22 - 39)
c				x	x	x		∞
d			x	x	x	x		∞
6 a							x	7.7 (6 - 14)
b						x	x	19.8 (15 - 26)
c					x	x	x	∞
d				x	x	x	x	∞
7 a				x			x	12.6. (8 - 15)
b			x	x			x	14.0 (11 - 19)

Die ersten beiden Terga haben nur geringen Einfluß, die Terga 5 und 6 dagegen spielen beim Flügelbergen die bedeutendste Rolle. In den Gruppen 5c und 6c können nach dem Lackieren die Alae nicht mehr eingeklapppt werden; wohl aber wird der unter dem Hinterrand des Deckflügels vorstehende Flügelteil um durchschnittlich 4 mm (bei unbehandelten Tieren um 6 mm) verringert. Bei den Gruppen 5d und 6d dagegen bleibt jede Faltung aus.

Die proximale Querfalte läuft bei P2, P3 und P4 durch pl 6, pl 8 und pl 9 (Abb. 30). Diese Platten, beim gefalteten Flügel gebogen, werden durch den Druck der geschlossenen Elytren in dieser Lage gehalten; hebt man aber den Deckflügel an, dann bewirkt die Elastizität dieser Platten, die sofort in ihre ungebogene Lage zurückspringen, Entfalten des Flügels. Das Gleiche gilt für die distale Querfalte. Nach Durchschneiden von pl 6, pl 8 und pl 9 bei P2, P3 und P4 bleibt der Flügel völlig gefaltet; Schnitte allein durch pl 6 oder pl 9 haben nur geringe Wirkung; ein Schnitt durch pl 8 hatte eine Verminderung der Flügelentfaltung bei 60 % der untersuchten Tiere (12) zur Folge. Außer den erwähnten Chitinplatten wird wohl die relativ starke Sklerotisierung großer Flügelteile diesem zusätzliche Elastizität verleihen.

3. Phyllobius arborator Hbst.

Eine andere Art mit gewölbten Elytren ist *Phyllobius arborator*, der von Mai bis September durchaus häufig ist.

Die Gliederung der Flügelfläche ähnelt etwa der von *Coccinella*, und zwar hinsichtlich der Faltungslinien und der Lage des Randgelenkes zwischen Basis und Spitze (zu den Längs- und Querfaltungen vgl. S. 28). Die beiden Flügel überdecken sich bei dieser Art beträchtlich, da der Körper ziemlich lang und schmal (etwa 2 mm), der Flügel im Gelenkgebiet aber relativ breit (ca. 3 mm) ist. Damit wird es zusammenhängen, daß die Zahl der abdominalen Stoßbewegungen, die für das Bergen nur eines Flügels notwendig sind (der zweite liegt währenddessen gefaltet auf dem Körper) im Durchschnitt größer ist als für das gleichzeitige Bergen beider Flügel (Tab. 9). Natürlich tritt der erste Fall in der Natur sehr selten oder überhaupt nicht ein, da die Flügel nach dem Fluge stets gleichzeitig gefaltet werden.

TABELLE 9

Zahl der abdominalen Stoßbewegungen für das vollständige Einfalten bei *Phyllobius arborator* (1 Versuch pro Individuum)

Indiv. Nr.	Einfalten nur eines Flügels (der zweite ist gefaltet) ^{x)}	Einfalten beider Flügel zur gleichen Zeit
1.	7	5
2.	8	6
3.	6	6
4.	7	5
5.	9	7
6.	8	5
7.	7	4
8.	7	6
9.	11	6
10.	6	6
Summe:		56
Durchschn.		5,6

x) Mit einer Pinzette wird ein Elytron angehoben, wodurch sich der darunterfliegende Flügel entfaltet; danach zieht der Käfer diesen Flügel ohne die vorherige Entfaltung des zweiten zurück; die Überlappung der Flügel bleibt so wie vor dem Experiment.

Bei *Phyllobius* überdeckt in 60 % der Fälle (30 Tiere wurden untersucht) der rechte Flügel den linken, beim Rest ist es umgekehrt. Derartige Überlappungen treten bei *Necrophorus*, *Coccinella* und *Bromius* kaum auf, da diese Arten ein relativ breites Abdomen besitzen, so daß sich die Flügel nur schwach überdecken. Die Zahl der abdominalen Stoßbewegungen ist dort gleich für das Bergen nur eines Flügels und beider Flügel zugleich.

Die Amputation von 1 mm (d.h. 1/5 der Gesamtlänge) von der Spitze eines Deckflügels macht bereits den Faltungsmechanismus völlig unmöglich. Bei *Coccinella* war dies nach dem Verlust eines relativ gleich großen Deckflügelstückes nur bei 55 % der untersuchten Tiere eingetreten; der Rest konnte noch seine Flügel zurückschieben (vgl. S. 31, 32).

Dieser Unterschied mag damit zusammenhängen, daß der distale Teil des Deckflügels bei *Phyllobius* gegen die Spitze zu stärker gewölbt ist als bei den Marienkäfern. Daher berührt bei *Coccinella* die Elytre den gefalteten Flügel über eine etwas längere Strecke als bei *Phyllobius*; die Schnittführung muß daher für *Coccinella* nicht unbedingt so kritisch werden wie für *Phyllobius*.

5., 6. und 7. Abdominaltergum tragen spezialisierte Haare, die stets schräg gegen das entsprechende Pleuron gerichtet sind. Die Ergebnisse von Lackierversuchen (Tab. 10) bestätigen wiederum ihre große Bedeutung für das Einfalten der Flügel.

T A B E L L E 10

Ergebnisse von Lackierversuchen an den behaarten Terga bei *Phyllobius arborator* (Temp. 22° - 24° C); 10 Tiere pro Gruppe

Gruppe	Lackiertes Tergum (Terga)	Zahl d. abdom. Stoßbeweg. zur völligen Faltung der Flügel (∞ : keine Faltung)
1. a	-	4.6 (3 - 5)
b	5	5.1 (3 - 7)
c	5 + 6	∞
2. a	6	9.5 (7 - 13)
b	6 + 7	∞
3. a	7	6.8 (5 - 9)
b	5 + 7	11.3 (8 - 15)

Die Entfaltung der gefalteten Flügel beruht vor allem auf der Sklerotisierung der hinter dem Randgelenk gelegenen Flügelfläche. Medial und M+Cu 1 Adern sind an den Kreuzungspunkten mit der Querfalte schwach sklerotisiert; Einschnitte an dieser Stelle haben keinen merklichen Einfluß auf die Lage der voll gefalteten Flügel.

III. CHRYSOMELIDEN-GRUPPE

1. Chrysochloa cacaliae Schnrk.

Diese schön metallisch blau-grün gefärbten, im Gebirge häufigen Blattkäfer besitzen weniger konvexe und etwas flachere Elytren als *Coccinella*. Gleichwohl reichen diese aber im Vergleich zu denen der *Lamellicornier* und anderen weit tiefer und bedecken einen großen Teil der Abdomenseiten mit gut entwickelten Epipleuren. Die Flügeldecke ist hart und ihre Oberfläche ohne Haare.

Die Aderanordnung auf den Alae ist der bei den Marienkäfern sehr ähnlich; sie besitzen keine Adern in der distalen Hälfte des Flügels (Abb. 36). Die Aderverteilung auf den Alae von *Chrysochus auratus* wurde von WILSON (1934) untersucht. Die Entfernung vom Randgelenk zur Spitze ist um wenig geringer als die zur Basis (Tab. 2). Das Randgelenk liegt hinter dem gemeinsamen Ende von C, Sc, und R; seine Lage ist nur durch eine kleine Einsenkung in der Flügelmembran kenntlich. Sowohl die Post-Rs-Falte als auch Post-M- und Prä-M-Falte sind kürzer als bei den bisher beschriebenen Arten, da sie nicht an der Flügelbasis beginnen. Im distalen Teil des Flügels tritt eine dreieckige Eintiefung auf, die in ihrer Mitte eine höhere, im Querschnitt konische Zone enthält (Abb. 36, A; Querschn. ef). Nach dem Flug drücken die Außenränder der Elytren gegen den hinter dem Randgelenk gelegenen Costalrand jedes Flügels und veranlassen so nicht nur die Faltung entlang der Prä-M-Faltungslinie, sondern auch, daß das konische Gebiet (Abb. 36, B; A. F.) herausgedrückt wird. Die beiden Flügel werden dann gleichzeitig seitwärts durch die abdominalen Stoßbewegungen zurückgeschoben. Im Endstadium sind die Flügel dann nur an der Prä-M- und der Querfalte gefaltet, während die Post-M-Falte inzwischen wieder ausgebreitet wurde (Abb. 36; C, D).

Auf dem 6. und 7. Tergum treten spezialisierte Haare auf, die beim Flügelbergen beteiligt sind (Abb. 37). Auf dem letzten, dem 7. Tergum, weisen sie teilweise schräg gegen das Pleuron, teilweise in die entgegengesetzte Richtung, auf dem 6. Tergum dagegen alle schräg zur Rückenmitte. Wie bei den anderen Arten liegen sie flach auf dem Körper. Die Flügelhaare beidseits des hinter dem Randgelenk gelegenen Prä-M-Feldes zeigen allgemein gegen den Costalrand und die Flügelspitze und bilden dabei mit der Flügelfläche einen Winkel von etwa 45° . Sie sind ziemlich dick und kräftig gebaut und kommen auf dem 6. und 7. Tergum zu ruhen. Tergal- und Flügelhaare bilden auch hier in dieser Lage einen annähernd rechten Winkel miteinander. Die Ergebnisse von Lackierversuchen zeigt Tabelle 11.

TABELLE 11

Ergebnisse von Lackierversuchen an den behaarten Terga von *Chrysochloa cacaliae* (Temp. 22° - 24° C); 8 Tiere pro Gruppe

Gruppe	Lackiertes Tergum (Terga)	Mittlere Anzahl d. abdominalen Stoßbewegg. zur völligen Faltung d. Flügel (∞ : keine Faltung)
1. a	-	3.9 (3 - 5)
b	6	8.1 (6 - 13)
2. a	7	7.3 (5 - 10)
b	6 + 7	∞

Die mittlere Länge der Elytren beträgt 7.8 mm; werden davon die distalen 2 mm entfernt, so wird das Einklappen des Flügels schwierig. Dies ist hier der kritische Punkt; eine weitere Verkürzung macht das Einklappen unmöglich. Werden 3 mm abgeschnitten, so veranlaßt dies die Alae - wie beim Marienkäfer - sich auszubreiten.

Vor der Flügelbenutzung hebt der Käfer die Elytren, was unmittelbar die Entfaltung der Alae zur Folge hat. Dies beruht darauf, daß die Querfalte nicht nur über die Chitinplatten pl 2 und pl 3, sondern auch über ein größeres relativ stark sklerotisiertes Gebiet verläuft (Abb. 36, A). Einschnitte in die entsprechenden Chitinplatten bei P2 und P3 verzögern deshalb zwar etwas die Entfaltung der voll gefalteten Flügel, bewirken aber keine völlige Hemmung der Entfaltung.

2. Bromius obscurus L.

Dieser sehr kleine schwarze Blattkäfer wird häufig auf Himbeerblättern gefunden, wo denen er sich bei Störung schnell herabfallen läßt.

Sowohl die Oberflächenbildungen als auch Verlauf und Muster der Faltung des Bromiusflügels sind jenen von *Chrysochloa* sehr ähnlich (S. 36).

5., 6. und 7. Abdominaltergum tragen spezialisierte Haare. Die Ergebnisse von Lackierversuchen (Tab. 12) lassen wiederum deren Bedeutung erkennen.

TABELLE 12

Ergebnis von Lackierversuchen an der behaarten Terga von
Bromius obscurus (Temp. 23 ° - 25 ° C); 10 Tiere pro Gruppe

Gruppe	Lackiertes Tergum (Terga)	Zahl d. abdom. Stoßbewegg. zur völligen Faltung der Flügel (∞): keine Faltung)
1. a	-	3.5 (2 - 5)
b	4	"
2. a	5	4.7 (3 - 7)
b	5 + 6	11.9 (8 - 14)
c	5 + 6 + 7	∞
3. a	6	6.8 (4 - 9)
b	6 + 7	∞
4. a	7	7.3 (5 - 9)
b	5 + 7	13.8 (9 - 17)

Die Tiere fliegen nicht gern, aber die Verkürzung auch nur eines Deckflügels veranlaßt das Tier automatisch, beide Flügel zu öffnen. So hebt es, wenn 1 mm (d.h. 22 % der Gesamtlänge) vom rechten Elytron abgeschnitten worden war, beide Deckflügel, um die Alae auszubreiten und versucht dann, sie wieder gleichzeitig zurückzuschieben. Wenn dies nur beim linken Flügel gelingt, "befühlt" der Käfer den vorstehenden rechten Flügel mit den rechten Hinterbein, öffnet dann wieder die Elytren und versucht erneut, beide Flügel vollständig hineinzuschieben. Diese Versuche werden eine ansehnliche Zeit fortgesetzt. Von 10 Tieren konnten nach dem Entfernen von 1 mm von der Spitze des rechten Deckflügels nur 4 die rechte Ala zurückschieben. Wurden 1,5 mm (d.h. 1/3 der Gesamtlänge) vom gleichen Elytron abgeschnitten, dann ist das Einfalten des Flügels unter den gestutzten Deckflügel nicht mehr möglich. In diesem Falle findet jedoch noch eine Faltung entlang der Prä-M-Falte statt; sie wird erst unmöglich, wenn 2 mm (d.h. knapp die Hälfte der Gesamtlänge des Deckflügels) abgeschnitten werden.

Die gesamte Sklerotisation der Flügelfläche, weniger die einzelne Chitinplatte P2 ist dafür verantwortlich, daß sich die Flügel unmittelbar nach dem Öffnen der Elytren entfalten.

IV. SPONDYLIS BUPRESTOIDES L.

Dieser plump aussehende, dickbelebte Cerambycide wird häufig einige Zentimeter unter der Erde an Fichtenwurzeln gefunden. Die Elytren sind konvexer und dicker als bei Blütenböcken und besitzen gut entwickelte Epipleuren. Die Alae sind verhältnismäßig kurz mit großem Abstand zwischen Basis und Randgelenk und kleinem Abstand zwischen Gelenk und Spitze, wie auch bei *Cantuaris fuscus*, *Strangalia melanura* und *Athous virtus*; abweichend von diesen drei Arten benutzt aber *Spondylis* seine Tergahaare zum Flügelbergen, da eine ziemlich große, von der Querfalte durchlaufende sklerotisierte Zone zwischen Rs und M (P2 und P3 in Abb. 38, A) liegt. 4. - 7. Tergum tragen Haare, die am Flügelbergen beteiligt sind, und zwar das 4. nur auf der hinteren Hälfte, 5. - 7. aber auf der ganzen Oberfläche (Tab. 13). Das Bild ist den bisher beschriebenen Arten ähnlich.

Wenn beiseits 1 - 1,5 mm der Elytrenspitze (das ist etwa 1/8 des ganzen Elytron) abgeschnitten wird, dann können die Flügel nicht länger vollständig gefaltet werden; bei diesen Käfern sind nämlich die voll gefalteten Flügel durchschnittlich nur um 0,5 mm kürzer als die Elytren.

Vor dem Flug bewirkt das Öffnen der Elytren automatisch - wegen der oben erwähnten sklerotisierten Zone - die Entfaltung der Flügel.

TABELLE 13

Ergebnis von Lackierversuchen an den benannten Terga bei *Spondylis buprestoides* (Temp. 22° - 25° C); 5 Tiere pro Gruppe

Gruppe	Lackiertes Tergum (Terga)	Zahl d. abdom. Stoßbewegg zur völligen Faltung d. Flü- gel (∞ : keine Faltung)
1. a	-	2.8 (2 - 5)
b	4	3.0 (2 - 7)
c	4 + 5	3.4 (3 - 7)
2. a	5	3.7 (3 - 8)
b	5 + 6	11.7 (8 - 14)
c	5 + 6 + 7	∞
3. a	6	5.9 (3 - 7)
b	6 + 7	∞
4. a	7	5.0 (3 - 8)

b. Die Flügeifaltung wird allein durch Abdomenbewegungen durchgeführt

Zu dieser Gruppe gehören die Kurzflügler mit ihren verkürzten Elytren. Die Alae sind jedoch bei vielen Arten voll entwickelt und erfordern deshalb eine besondere Bergungsmethode. Die Entfernung zwischen Randgelenk und Flügelspitze ist im Vergleich zu der zwischen Gelenk und Basis sehr groß (Tab. 2) und daher das Faltungsmuster sehr kompliziert. Die Flügel werden gefaltet, indem sich der distale Teil des Abdomens nach oben krümmt und die Flügel in definierter Richtung unter die Elytren stößt. Vor dem Flugbeginn werden die voll gefalteten Flügel mit Hilfe der Beine entfaltet.

Paederus rubrothoracicus Goeze

Dieser kleine, ameisenähnliche Käfer ist im Sandboden an Flußufern gemein, wo er sich unter den Steinen und in Falsspalten versteckt. Er ist ungefähr 10 mm lang, metallisch blau und orange-rotem Thorax und zeigt bei Beunruhigung die Gewohnheit, die Abdomenspitze aufwärts zu krümmen. Die Elytren sind sehr kurz (etwa 1,7 mm), besitzen aber gut entwickelte Epipleuren und lassen bis auf das erste alle Abdominalsegmente unbedeckt. Die Alae messen im Durchschnitt 4,7 mm; die Entfernung zwischen Randgelenk und Spitze ist mehr als doppelt so lang wie die zwischen Basis und Gelenk (Tab. 2). Wegen des großen Längenunterschiedes zwischen Vorder- und Hinterflügel müssen die letzteren für die Ruhelage zu einem kleinen Paket zusammengefoldet werden. Das Faltungsmuster ist deshalb sehr kompliziert; dazu werden noch rechter und linker Flügel voneinander etwas verschieden gefaltet. *Paederus* faltet beide Flügel gleichzeitig ein, wobei sie sich in einer genau festgelegten Weise überlappen. Die Flügeladern sind schwach chitinisiert; Queradern fehlen (Abb. 39). Die Längsfalte unterscheidet sich nicht wesentlich von der anderer Arten. Die Querfalten sind jedoch, mit Ausnahme der durch das Randgelenk laufenden, morphologisch auf der Flügelfläche nicht kenntlich. Dies gilt für die Prämedial-Querfalte (Abb. 39), die zwischen Stigma und costaler Chitinplatte verläuft, für die Postmedial-Querfalte, unmittelbar hinter der gleichen Chitinplatte, und die distale Querfalte in der Apikalregion (Abb. 39, A). Die Faltung in den beiden ersten entsteht mit Hilfe des distalen Teils des Abdomens, die in der dritten durch den Elytrenrand, was später noch erläutert werden soll. Das Randgelenk liegt vor dem Stigma und ist wie bei den *Lamellicorniern* durch eine Einschnü-

rung der verschmolzenen Costaladern kenntlich. Flügelhaare (Abb. 40) gibt es beidseits nur in dem hinter dem Randgelenk gelegenen Gebiet. Das Abdomen trägt keine spezialisierten Haare.

Nach dem Fluge werden die Flügel zuerst durch den Beugemuskel auf die dorsale Abdomenfläche niedergelegt. In diesem Stadium sind sie außer in der Analfalte vollständig ausgebreitet und ohne jede Falte. Abweichend von den anderen untersuchten Arten bleiben die Elytren während des Flügelbergens schwach geöffnet. Dies ist notwendig, weil die Flügel gleichzeitig, dabei aber in etwas verschiedener Form zusammengefaltete werden und sich schließlich vollkommen überlappen; dafür ist ein bestimmter Spielraum nötig. Wenn die Flügel ausgebreitet auf dem Abdomen ruhen - der rechte überlappt den linken -, schwingt das Abdomen nach rechts, krümmt sich nach oben und stößt gegen den Costalrand des rechten Flügels zwischen Stigma und Spitze (Abb. 39, I). Dadurch werden beide Flügel entlang der Prä-M-Falte gefaltet; gleichzeitig werden die Spitzen nach links gebogen (Abb. 39, II). Der Flügelrand proximal des Gelenkes wird durch die tiefen Epipleuren jederseits gestützt; so können sich die Flügel nur aufeinander zu, aber nicht voneinander weg bewegen. Als nächstes biegt sich das letzte (7.) Segment des erhobenen Abdomens in der in Abb. 39, II durch den Pfeil gezeigten Richtung gegen die Flügel, und zwar gegen den unmittelbar vor der Postmedial-Querfalte gelegenen Punkt und faltet dadurch die Flügel entlang dieser Linie (Abb. 39, II). Weitere Abdominalstöße werden, kopfwärts gerichtet, gegen die gleiche Stelle geführt. Wenn sich der distale Teil des Abdomens aufwärts dreht, krümmen sich dessen vordere Segmente nach unten (gegen den Boden), sodaß die distal des Randgelenkes gelegene Flügelregion tiefer zu liegen kommt als die vordere Flügelhälfte, die flach auf dem Thorax ruht. Das Flügelbergen wird nämlich bei dieser Art in zwei Ebenen ausgeführt: die Postmedial-Querfalte jedes Flügels vertieft sich und wird nach rechts gebogen (Abb. 39, III); gleichzeitig wird der rechte Flügel an der Prämedial-Querfalte gefaltet (Abb. 39, IV). Schließlich wird das gefaltete Gebiet distal des Gelenkes an der proximalen Querfalte unter die proximale Flügelhälfte geschoben (Abb. 39, V) und verschwindet unter den Elytren, die sich nun völlig schließen und dadurch die Flügelspitzen vollends falten (Abb. 39, V, VI). Bei 80 % von 50 untersuchten Tieren lag der rechte über dem linken Flügel, bei 20 % der linke über dem rechten. Im ersten Falle dreht sich das Abdomen stets nach rechts und die Flügelspitzen zeigen im voll gefalteten Zustand nach links. Der oben liegende rechte Flügel wird entlang von 4 Querfalten, nämlich 1. der durch das Randgelenk laufenden Querfalte, 2. der Prä-M-Querfalte, 3. der Post-

M-Querfalte und 4. der distalen Querfalte, gefaltet (Abb. 39, IV, V, R); der linke Flügel dagegen nur entlang von 3 Faltungslinien, da die Prä-M-Querfalte fehlt (Abb. 39), IV, V, L). Liegt der linke über dem rechten Flügel, tritt das Gegenteil ein, d.h. der linke Flügel wird an den 4 oben aufgezählten, der rechte nur an 3 Querfalten gefaltet. Das Abdomen dreht sich nach links, mit dem Ergebnis, daß die Flügelspitzen im Endstadium der Faltung nach rechts zeigen. Zur Rechtsfaltung neigende Individuen machen dies in etwa 80 % der Fälle; wenn bei ihnen der linke über dem rechten Flügel zu liegen kommt, so macht das Bergen keine Schwierigkeit, alles läuft spiegelbildlich **ab** (Tab. 14).

TABELLE 14

Konkavitäts/Konvexitäts Unterschiede (gesehen von der Flügeloberseite) der hinter dem Randgelenk verlaufenden Querfalten bei Faltung rechts über links und links über rechts (in Klammern) bei *Paederus rubrothoracicus* (R: rechter, L: linker Flügel, CV: konvex, CC: konkav)

Flügel Feld	Flügel	Prämediale	Postmediale	Distale
		Querfalte		
Prä-M-F	R	CV(-)	CC(CV)	CV(CC)
	L	- (CV)	CV(CC)	CC(CV)
Post-M-F	R	CC(-)	CV(CC)	CC(CV)
	L	- (CC)	CC(CV)	CV(CC)
Cu-F	R	CV(-)		
	L	- (CV)		

Wie oben ausgeführt, sind diese Querfalten nicht morphologisch auf der Flügelfläche feststellbar und deshalb keine echten Falten; sie entstehen durch den Druck des Abdomens.

Die Ergebnisse von Versuchen, bei denen die Elytren in verschiedenem Ausmaße abgeschnitten wurden, zeigt Tabelle 15. Normale Tiere schieben nach dem Fluge beide Flügel mit wenigen (4 - 7) Stoßbewegungen des Abdomens gewöhnlich ohne Fehler zurück. Wird die Hälfte beider Elytren entfernt, so können 5 von 10 Tieren ihre Flügel überhaupt nicht zurückfalten; das Entfernen von 3/4 der Flügeldecken macht 8 von 10 Tieren dazu unfähig und selbst bei jenen wenigen, die schließlich nach einer großen Zahl von mißglückten Versuchen mit dem Hineinschieben Erfolg haben, ent-

fallen sich nach und nach die Flügel, da die Elytren zu kurz sind, um sie in ihrer Lage zu halten. Ist der erste Faltungsversuch ohne Erfolg, so breiten sich die Flügel entweder immer wieder aus oder sind nur unvollständig gefaltet und schauen zum Teil unter den Elytren hervor. Im ersteren Falle unternimmt das Tier sofort einen neuen Versuch, im zweiten betastet es zuerst seinen Rücken mit den Mittel- und bzw. oder Hinterbeinen, entfaltet dann mit deren Hilfe die Flügel und versucht erneut, sie zurückzufalten (beides wird für Tab. 15 als Faltungsversuch gerechnet).

Vor dem Fluge hebt der Kurzflügler zuerst seine Elytren und entfaltet dann mit den Mittel- und Hinterbeinen beider Seiten die gefalteten Flügel, bis sie völlig ausgebreitet auf dem Abdomen liegen.^{x)}

x) Nach SZEKESSY (1939) besitzt *Staphlinus pubescens* am distalen Teil des 7. Abdominaltergums 4 aufeinanderfolgende Reihen von kammartigen Gebilden, die "durch ihren Aufbau und ihre Anordnung geeignet erscheinen, die Alae aus ihrer Ruhelage zur Streckung nach hinten zu bringen".

TABELLE 15

Beziehungen zwischen der Länge der Elytren und der Anzahl der
Faltungsversuche bei *Paederus rubrothoracicus*;
10 Tiere pro Gruppe (∞ : keine Faltung)

	Gruppe 1	Gruppe 2		Gruppe 3		Gruppe 4		Gruppe 5	
	Vollst. E.	1x1/4 ^{x)}	2x1/4	1x1/2	2x1/2	1x3/4	2x3/4	1x4/4	2x4/4
Zahl der Versuche, die bis zum Faltungserfolg durchge- führt werden	1	1	3	4	3	36	∞	∞	∞
	1	3	16	3	8	9	∞	∞	∞
	1	1	4	1	∞	14	∞	∞	∞
	1	5	11	5	12	36	26	∞	∞
	1	10	1	4	∞	13	∞	∞	∞
	1	1	1	5	∞	5	∞	40	∞
	3	1	5	18	∞	∞	∞	∞	∞
	1	6	3	16	7	3	∞	∞	∞
	4	1	6	10	1	8	∞	∞	∞
	1	5	1	5	∞	8	64	79	∞
Summe: 15	34	51	71	-	-	-	-	-	∞
Durchschn.: 1.5	3.4	5.1	7.1	1- ∞	3- ∞	26- ∞	40- ∞	∞	

x) 1x1/4 bedeutet, daß ein Elytron zu 1/4, 2x1/4, daß beide Elytren zu je 1/4 beschnitten worden waren. Jede Gruppe bestand aus 10 Tieren.
 ∞ bedeutet über 100 gezählte Fehler; der Flügel bleibt zeitlebens unvollständig gefaltet.

VI. ZUSAMMENFASSUNG

Die 15 untersuchten Käferarten aus 11 Familien können nach den Faltungsmechanismen ihrer Flügel in zwei Gruppen unterteilt werden:

- A. Käfer, deren Flügelfaltung keine besonderen mechanischen Einrichtungen erfordert und
- B. Käfer, die für die Flügelfaltung spezielle Mechanismen benötigen.

Für beide Gruppen gilt:

- 1. Die Faltung des Flügels entlang der Analfalte wird durch den Beugemuskel durchgeführt, der den 3. Axillarskleriten umdreht.
- 2. Die längsten und derbsten Flügelhaare finden sich gewöhnlich im Prä-M1 (oder M)-Feld unmittelbar hinter dem Randgelenk.
- 3. Besondere Tergalhaare sind, falls vorhanden, in jener Region am besten entwickelt, auf der die Gelenkstelle des Flügels zu ruhen kommt.
- 4. Tergal- und Flügelhaare treffen dort, wo sie zusammenwirken, in etwa rechtem Winkel aufeinander. Die Richtung, in die die Tergalhaare weisen, ist bei verschiedenen Arten verschieden.

Gruppe A

- 1. Die Hauptfaltung der Flügel erfolgt nach dem Flug automatisch durch die Kontraktion des am 3. Axillarskleriten inserierten Beugemuskel.
- 2. Die Elytren spielen eine geringe Rolle, bei der Faltung des Apikalgebietes jedes Flügels; der Ruhezustand des Flügels ist der gefaltete, da die Flügelfalten über keine stark sklerotisierten Strukturen laufen.
- 3. Bei *Cicindela* und *Amara* laufen die Querfalten über einige Adern, deren Elastizität die gefalteten Flügel bei Anheben der Elytren in geringem Ausmaß sich lockern läßt.
- 4. Tergalhaare dienen, wenn vorhanden, ausschließlich zur Korrektur von Faltungsfehlern.

Gruppe B

- 1. Sowohl Tergal- als Flügelhaare sind für das Einklappen der Flügel notwendig, nachdem diese auf den Körper niedergebracht wurden. Lackie-

ren einer dieser Haararten, vor allem der Tergalhaare, lähmt deshalb den Einklappungsmechanismus.

2. Die Elytren dienen dazu, jeden Flügel entlang der ersten Längsfalte (Prä-M1 oder Prä-M-Falte) zu falten und sind notwendig, um die Flügel während des Faltens dicht über dem Körper zu halten. Deren vollständige Amputation verhindert deshalb das Falten.
3. Der Ruhezustand der Flügel ist der entfaltete; Grund dafür ist die Elastizität von Chitinplatten und Adern, die von der (den) Querfalte(n) gekreuzt werden, und die allgemeine Sklerotisierung der Flügelfläche.
4. Bei *Cetonia* spielt der Teil des Deckflügels, der die Basis des Hinterflügels überdeckt, eine wichtige Rolle; durch ihn wird der Hinterflügel auf die dorsale Abdomenfläche niedergebracht.
5. Das Flügelfalten bei Arten mit konvexen Elytren wird stark behindert, wenn diese auch nur wenig beschnitten werden.
6. Die Staphyliniden (nur eine Art wurde untersucht) mit ihren verkürzten Elytren und voll entwickelten Hinterflügeln besitzen ein sehr kompliziertes Faltungsmuster; das Falten wird allein durch abdominale Bewegungen durchgeführt. Vor dem Fluge werden die Flügel mit Hilfe der Beine entfaltet.

VII. LITERATUR

1. BALFLOUR-BROWNE, F. (1943) The Wing Venation of the Adephaga with special reference to the Hydrade-
phaga and some homologies with the
Polyphaga.
J.R.micr.Soc., London 63:55-84
2. BERNET-KEMPERS (1923/24) Das Flügelgeäder der Käfer.
Abbildungen von Flügelgeäder der
Coleopteren
Ent.Mitteilungen, Berlin 12: 71-115
3. COMSTOCK, J. and The Wings of Insects.
NEEDHAM, G (1898/99) American Nat., 33: 845-860
4. FORBES, W. (1924) How a beetle folds its wings.
Psyche, Boston 31: 254-258
FORBES, W. (1926) The Wing-Folding Patterns of the
Coleoptera.
J.N.York. Ent.Soc. 34: 42-68, 91-138
5. HERBST, H. (1952) Studien über die Flügeldecke der Rute-
linen und Cetoniinen.
Das Elytralgelenk.
Zool. Jb., Jena Anat. 72: 1 - 66
6. JASCHKE, P. (1943) Bemerkungen zum Bau der alokosterna-
len Cicindelidenelytren.
Zool.Anz. Leipzig 141: 231-234
7. JEANNEL, R. (1925) Morphologie de l'elytre des Coleopteres
adephages.
Auch.Zool.exper. gen., 64: 1 - 84
8. KÉLER, S. (1955) Entomologisches Wörterbuch
Akademie-Verlag, Berlin

9. KREMER, J. (1920) Die Flügeldecken der Coleopteren.
Zool. Jb., Abt. Anat. 41:175-269
10. KÜHNE, O. (1915) Der Tracheenverlauf im Flügel der Kole-
opterennymphe.
Zeit.wiss.Zool.112: 692-718
11. SCHERF, H. (1955) Zum Bau der Käferflügeldecken.
Mikrokosmos, Stuttgart 44: 254-258
12. SNODGRASS, R. (1935) Principles of Insect Morphology
McGraw-Hill B.C. pp. 667
- SNODGRASS, R. (1909) The Thorax of Insects and the Articula-
tion of the Wings
Proc. U.S.Mus. 36: 511-595
- SNODGRASS, R. (1927) Morphology and Mechanism of the
Insect Thorax
Smithsonian Miscellaneous Collections
Vol. 80, No. 1 pp 108
13. STEGEMANN, F. (1929) Die Flügeldecken der Cicindelinae
Z. für Morphologie u. Ökologie der
Tiere, 18: 1-73
14. STELLWAAG, F. (1914) Der Flugapparat der Lamellicornier.
Zs.f.Wiss.Zool.CVIII: 359-429
15. SZEKESSY, W. (1939) Der Hautsaum der Staphyliniden und
seine Funktion
Verh.Kongr. Berlin II: 938-944
16. TILLYARD, R. (1918) The Panorpid Complex.2. The Wing-
tracheation and its Relationship to the
General Scheme of Venation
Proc. Linn. Soc., N.S.W. 43
- 17 TOWER, W. (1902/03) The Origin and Development of the
Wings of Coleoptera.
Zool. Jb., 17: 517-567

18. VIGNON, P. (1929)

Introduction a de nouvelles recherches
de morphologie comparee sur l'aile
des insectes.

Arch. Mus.Hist.nat., Paris (6) 4:
89-123

VIGNON, P. (1932)

Sur l'aile posterieure des Coleopteres.
C.R.Acad. Sci.Fr., Paris 194: 563-565.

19. WILSON, S. (1934)

The Anatomy of Chrysochus auratus,
Fab., with an extended discussion of
the wing venation.

J.N.York ent.Soc. 42: 65-84

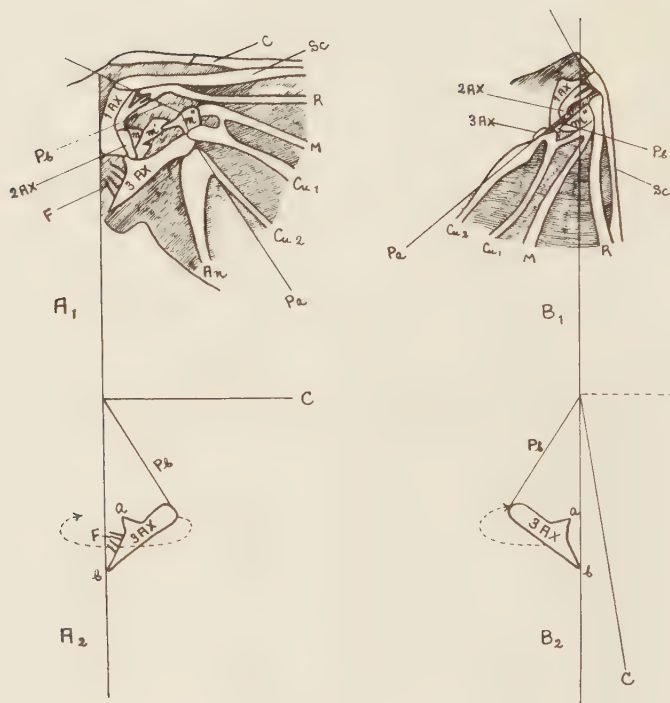


Abb.2: *Chrysochloa cacalire*; Bewegung d. 3.Ax.-Skleriten
(Vgl. Text 3.9-10) Pb; Basalfalte, Pa; Analfalte,
m, m', m'': Medialplatten, F; Beugermuskel

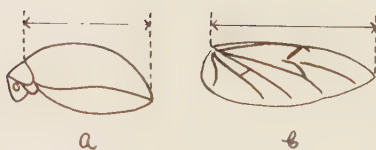
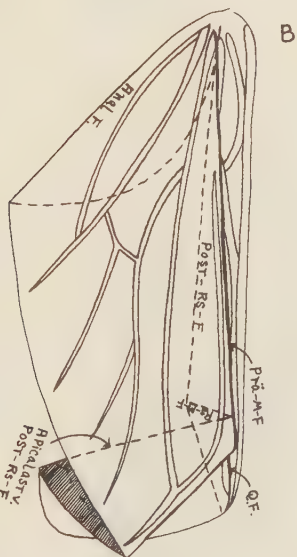
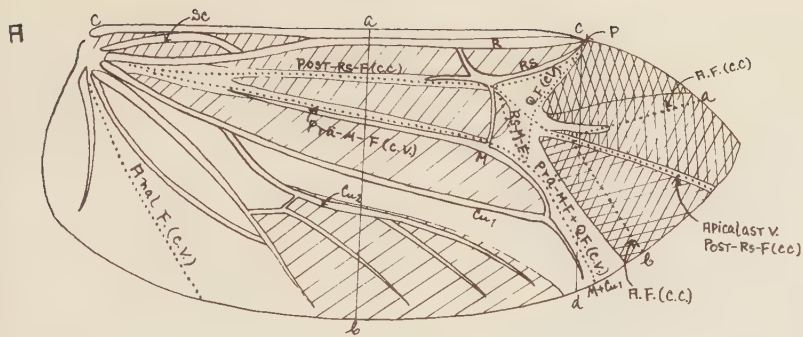


Abb.3: Messverfahren für
die Länge
a) der Elytren,
b) der Alae



bb.4: *Cantharis fuscus* A; Flügelstruktur cc; konkav cv; konvex
A.F. Apicalfalte Q.F. Querfalte P. Handgelenk
ab,cd,(ef); Querschnitte
≡ schwach chitiniert, ≡ mäßig chitiniert,
≡ mittelstark chitiniert, ≡ stark chitiniert
B; Zwischenstadium d. Faltung
C; Endstadium d. Faltung (nur Flügelspitze gezeichnet)

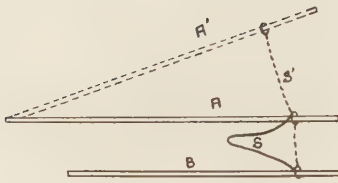


Abb. 5: Cantharis,
Modell d.
Faltung (Vgl.
Text S. 15)

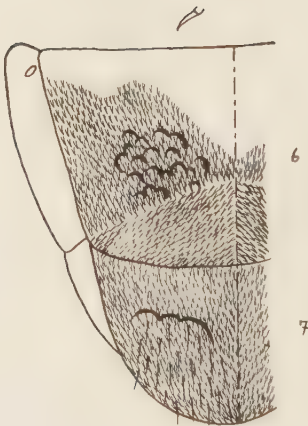


Abb. 6: Athous hirtus
6. u. 7. Tergum

Halbmond; Chitinstruktur d. Oberfläche (linke Hälfte) Die leere Fläche auf Tergum 6 trägt keine spezialisierten Haare. Sie ist nur von gewöhnlichen Körperhaaren bedeckt, die hier nicht dargestellt sind (ebenso bei Abb. 8, 12, 14, usw.).

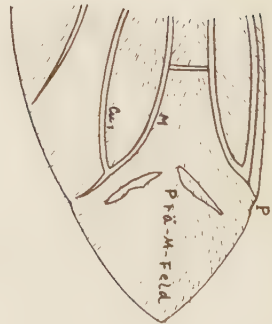


Abb. 7: Athous hirtus
P; Randgelenk
(Unterseite d.
linken Flügels)

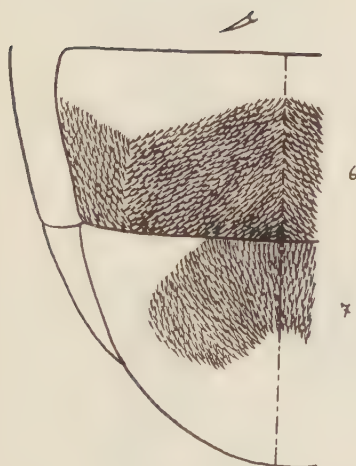


Abb.8: *Strangalia melanura*
6.u.7. Tergum (linke
Hälften)

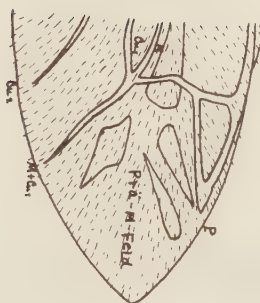


Abb.9: *Strangalia melanura*
Flügelhaare (Unterseite
des linken Flügels)

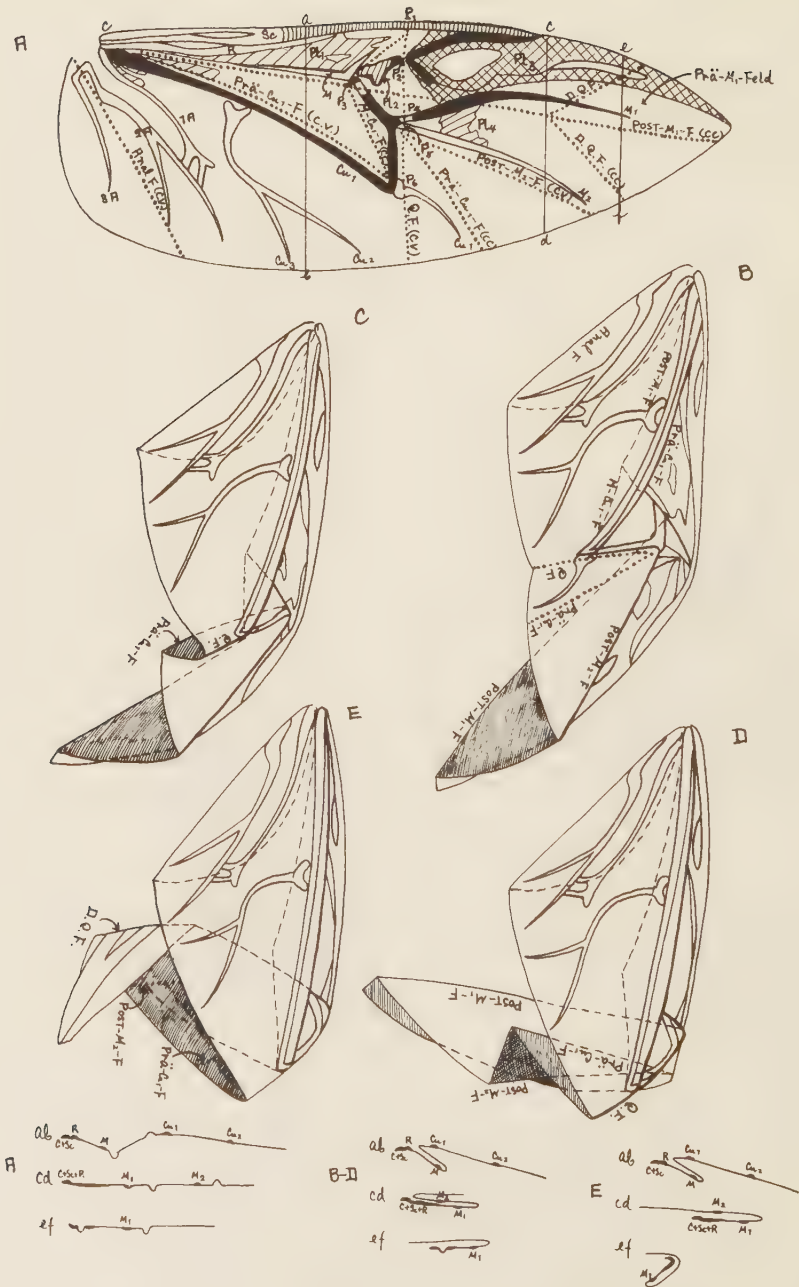


Abb.10: *Cicindela hybrida* A; Flügelstruktur D.Q.F.; aistal Querfalte pl 1 - pl 4; Chitinplatten Pl, P2, P3, P4, P5, P6; Gelenk B-D; Zwischenstadium E; Endstadium d. Paltung Sonst wie Abb.4

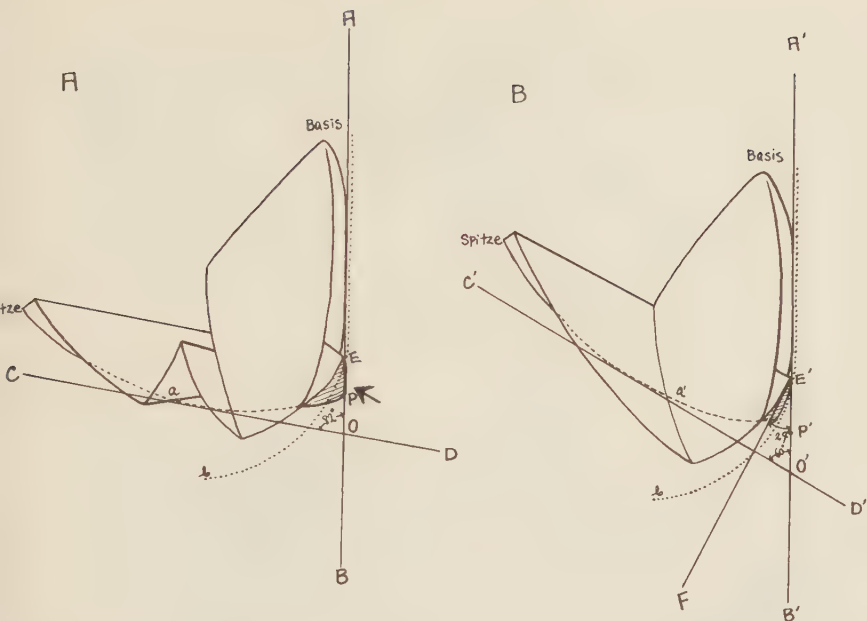


Abb.11: *Cicindela hybrida*: Flügelfaltungsmechanismus
 a,a'; Costalrand distal d. Handgelenkes b; Außenrand d. Abdomens
 P,P'; Handgelenk

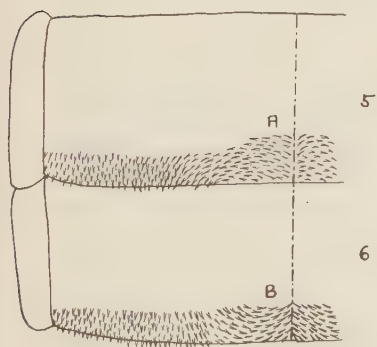


Abb.12: *Cicindela hybrida*
 5.u.6. Tergum (linke
 Hälften)

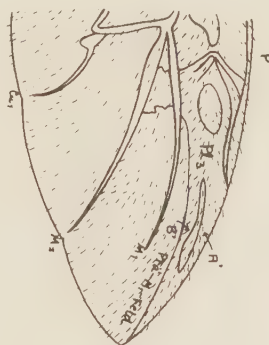


Abb.13: *Cicindela hybrida*
 Flügelhaare (Unterseite
 d. linken Flügels)



Abb.14: *Amara sulica*
linke Hälfte des 5.
Tergums

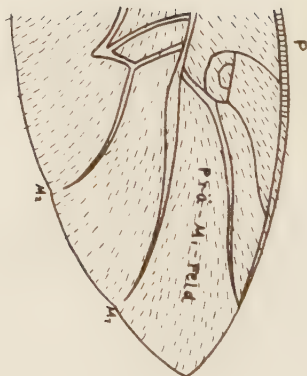


Abb.15: *Amara sulica* Flügelhaare
P; Randgelenk (Unterseite d.
linken Flügels)

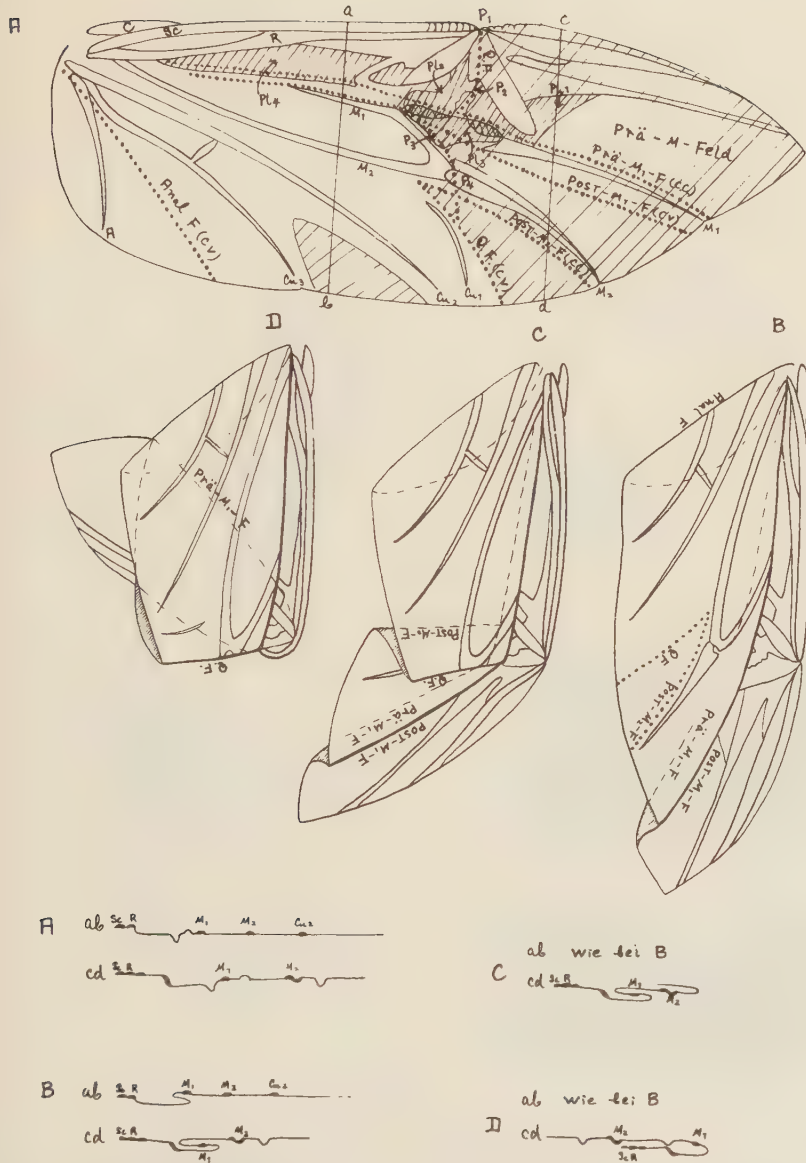


Abb.16: *Phyllopertha horticola* A; Flügelstruktur
B-C; Zwischenstadium
D: Endstadium d. Faltung Sonst wie Abb.4

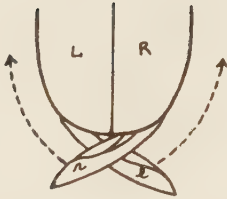


Abb.17: *Phyllopertha horticola*
Kreuzung d. Flügelnsitzen

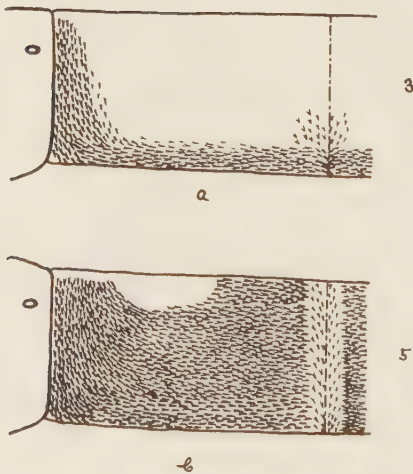


Abb.18: *Phyllopertha horticola*
3.(a) u. 5.(b) Tergum
(linke Hälften)

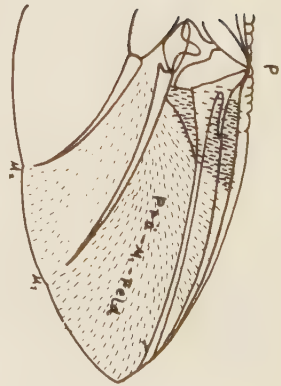


Abb.19: *Phyllopertha horticola*
Flügelhaare
P; Randgelenk
(Unterseite d. linken
Flügels)

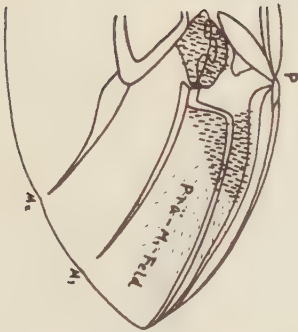


Abb.20: *Amphimallus assimilis*
Flügelhaare (Unterseite
d. linken Flügels)

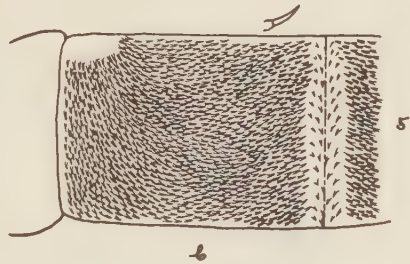
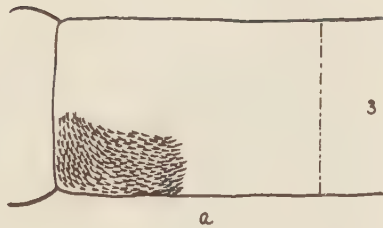


Abb.21: *Amphimallus assimilis*
3.(a) u. 5.(b) Tergum
(linke Hälften)

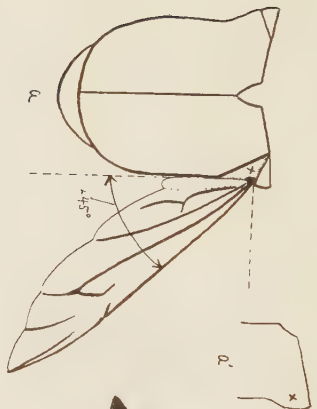


Abb.22: *Cetonia aurata*
Hemmung d. Flügel-
faltung bei Ent-
fernung des Elytren-
teils über der Flügel-
basis b; von vorne
(Vgl. Text S.32)

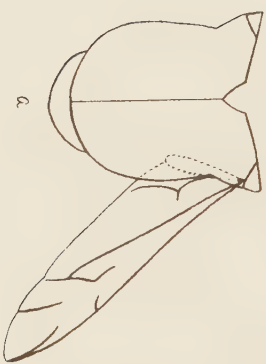


Abb.23: Normale Flügel-
faltung
B; von vorne
(Vgl. Text S.32)

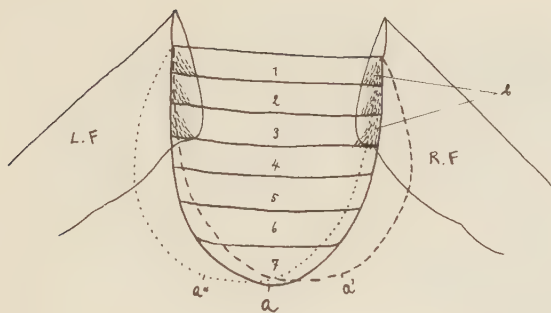


Abb.24: *Cetonia aurata*
Bewegungen d. Abdomens
für die Flübfaltung
b; Haare F; Flügel
(Vgl. Text S.32)

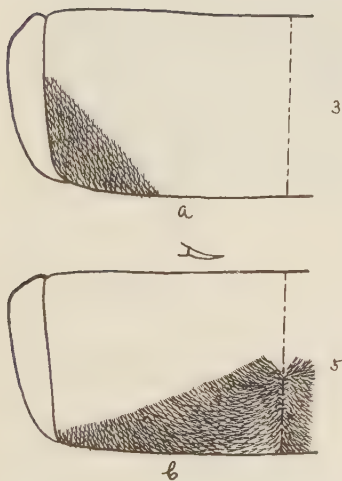


Abb.25: *Cetonia aurata*
3.(a) u. 5.(b) Tergum
(linke Hälften)

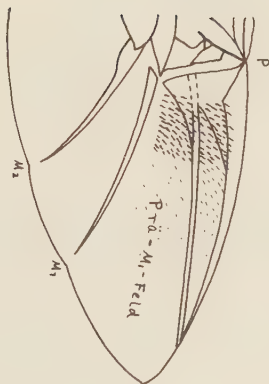


Abb.26: *Cetonia aurata*
Flügelhaare P; Rand-
gelenk(Unterseite d.
linken Flügels)

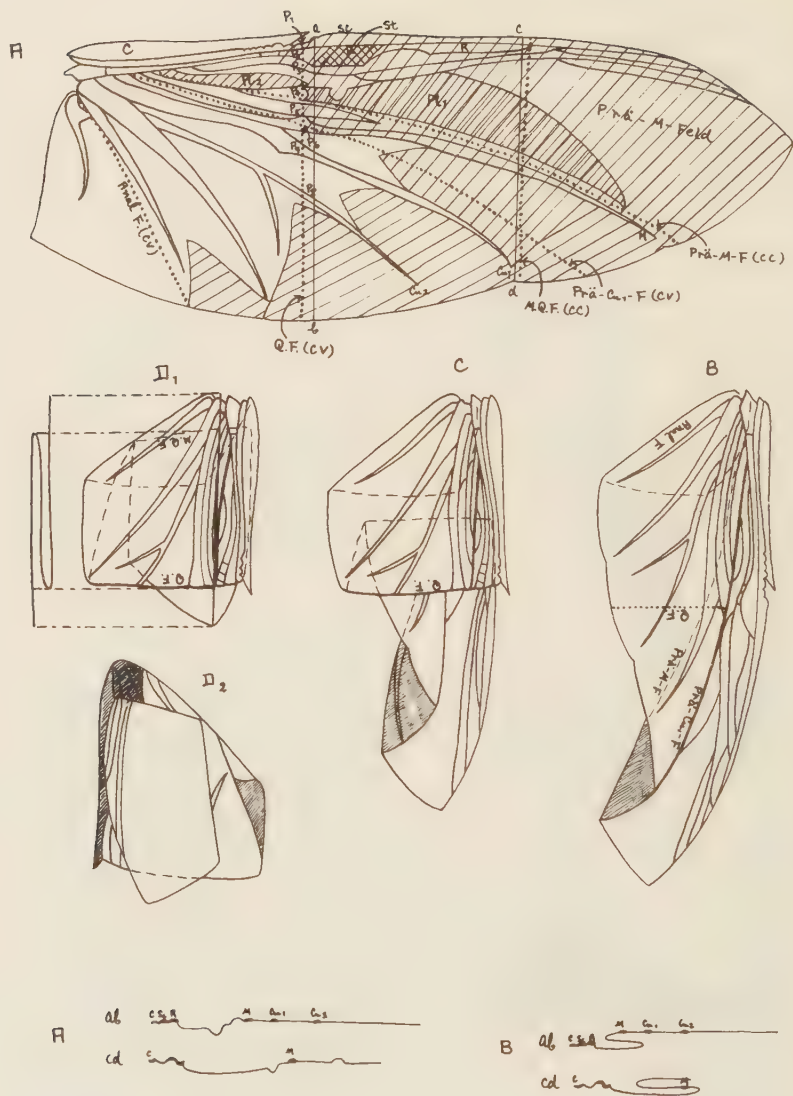


Abb.27: *Necrophorus vespilloides* A; Flügelstruktur M.Q.F.; medial Querfalte St; Stigma B.C; Zwischenstadium D; Endstadium d. Faltung(D 1 von oben, D 2 von unter gezeichnet) Sonst wie Abb.4

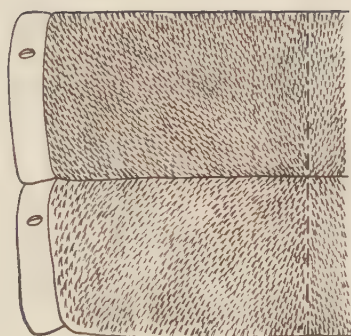


Abb.28: *Necrophorus vespilloides*
3.u.4. Tergum (linke Hälften)

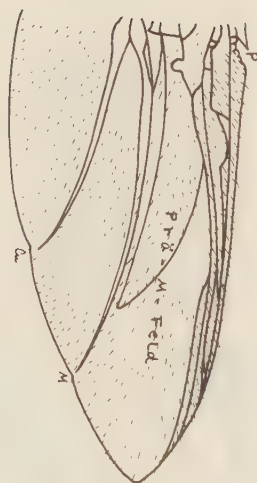


Abb.29: *Necrophorus vespilloides*
Flügelhaare P; Randgelenk
(Unterseite d. linken Flügels)

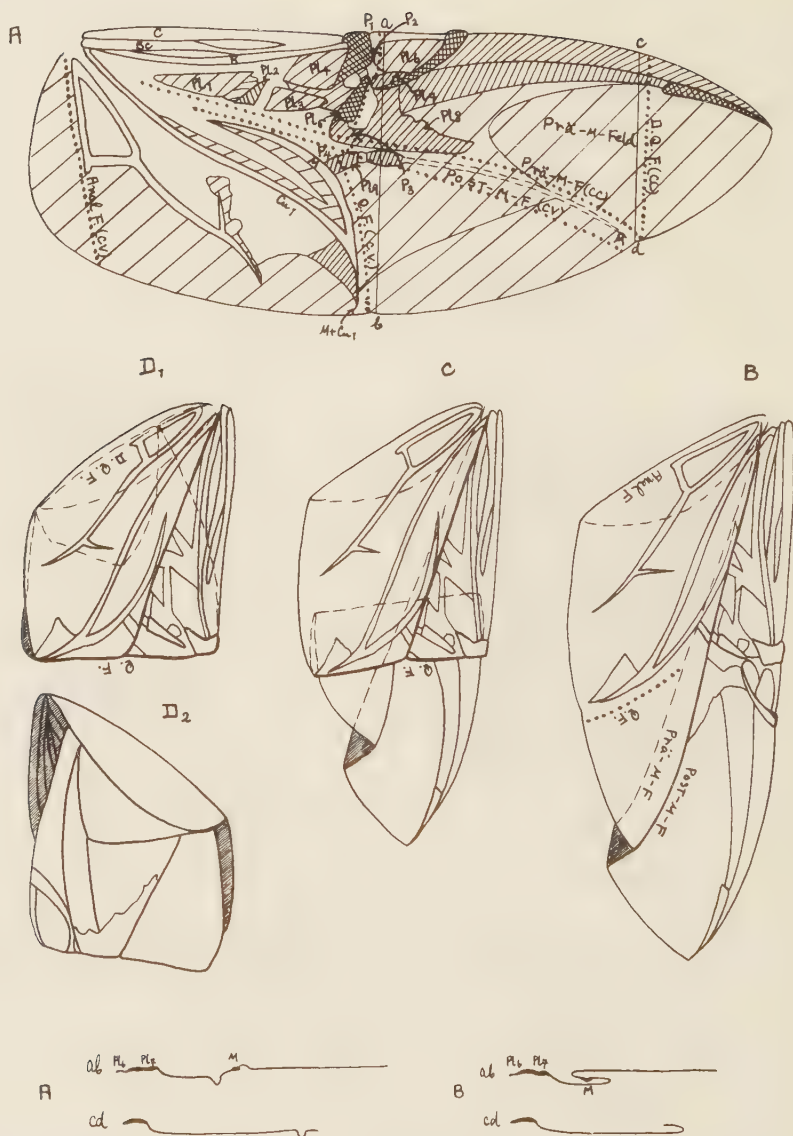


Abb.30: *Coccinella septempunctata* A; Flügelstruktur B.C.; Zwischenstadium D; Endstadium d. Faltung(D 1 von oben; D 2 von unter) Sonst wie Abb.4

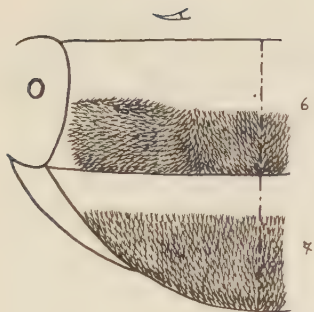


Abb.31: *Coccinella septempunctata*
6.u.7. Tergum (linke Hälften)

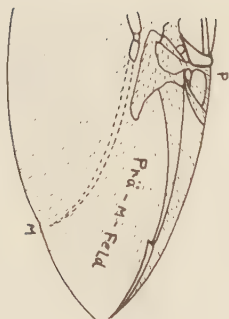


Abb.32: *Coccinella sept.*
Flügelhaare (Unterseite
d. linken Flügels)



Abb.33,a: 1,5 mm sind
entfernt



Abb.33,b: 2,0 mm sind
entfernt

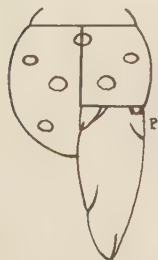


Abb.33,c: 3.0 mm sind
entfernt

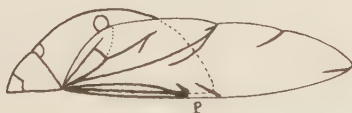


Abb.33,d: Elytron vollständig
entfernt

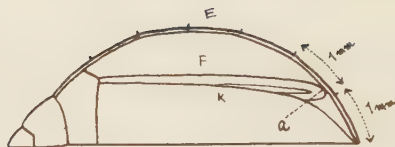


Abb.34: *Coccinella sept.* Lage d. voll gefalteten Flügel unter den Elytren
E; Elytra F; Flügel K; Körper
(Vgl. Text S.40)

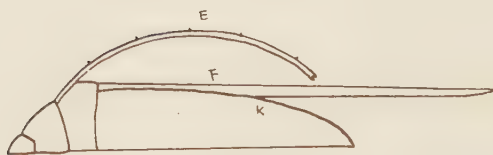


Abb.35: *Coccinella sept.* Lage d. Flügel bei Entfernung von 1,5 mm d. Elytrenspitze
(Vgl. Text S.40)

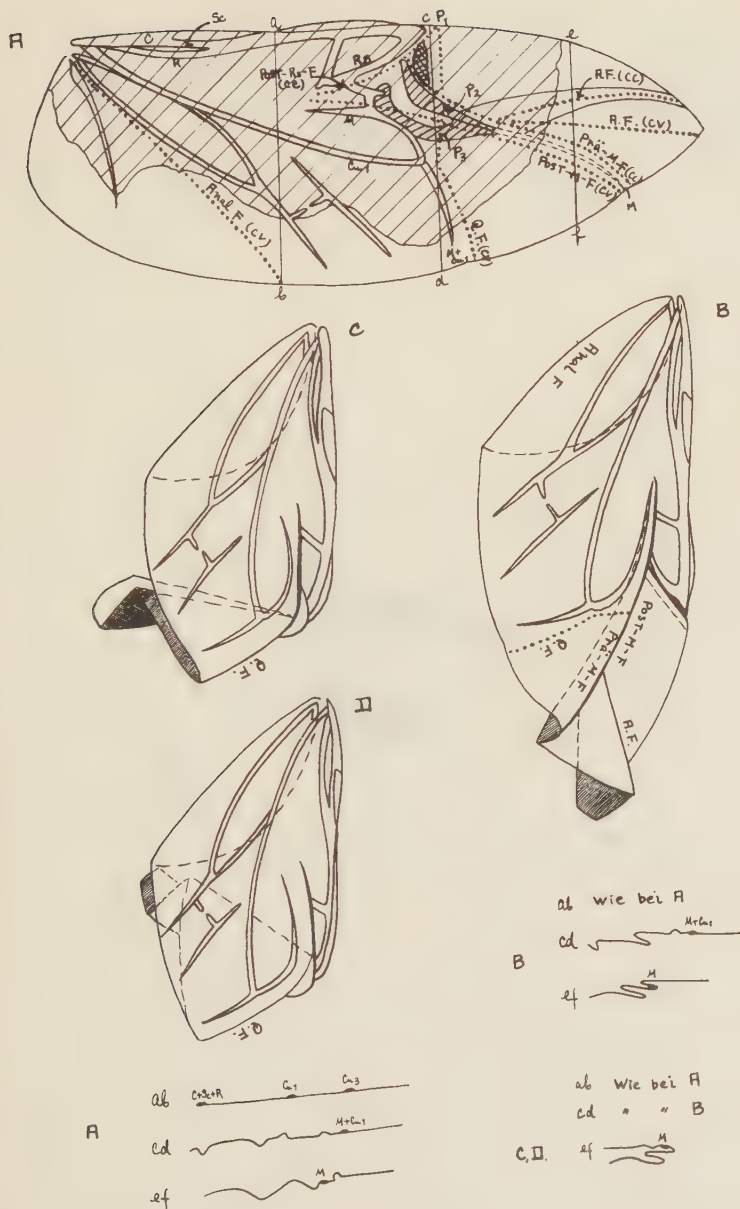


Abb.36: *Chrysochloa cacaliae* A; Flügelstruktur B,C; Zwischenstadium D; Endstadium d. Faltung. Sonst wie Abb.4

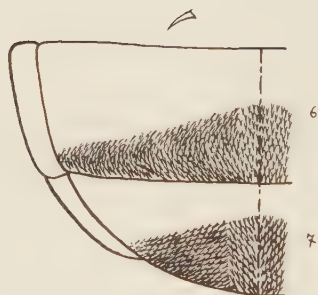


Abb.37: *Chrysochloa cacaliae*
6.u.7. Tergum (linke Hälften)

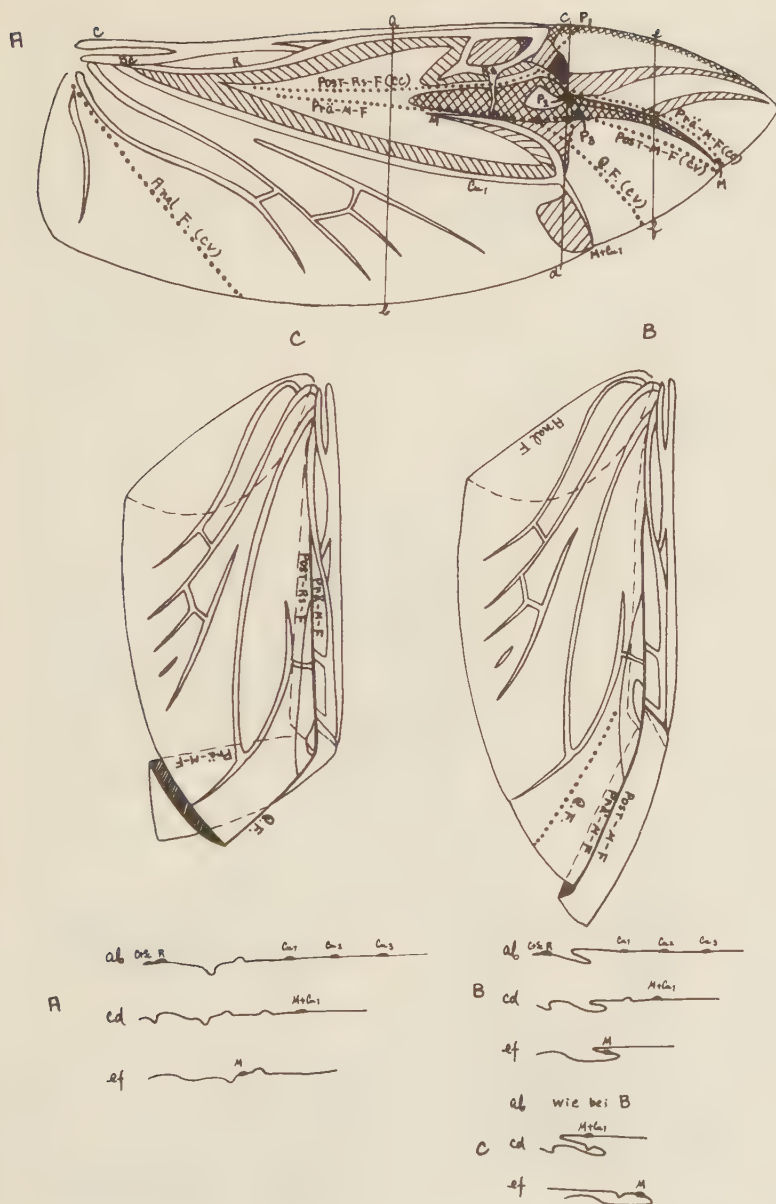
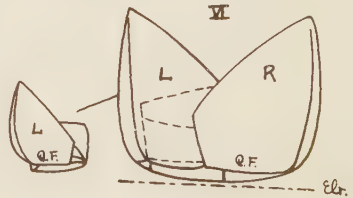
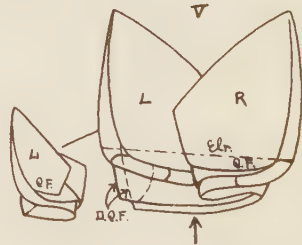
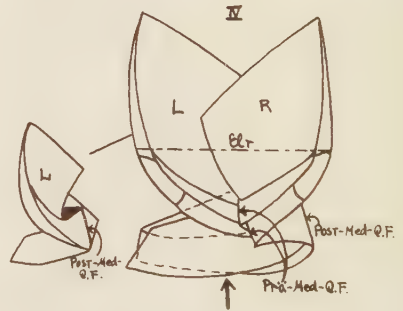
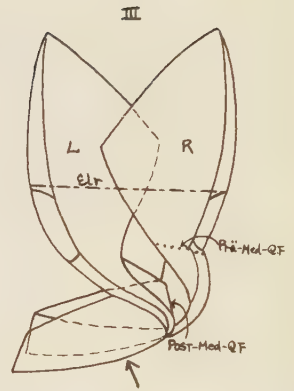
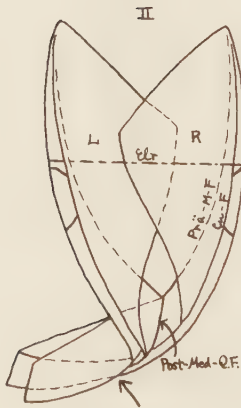
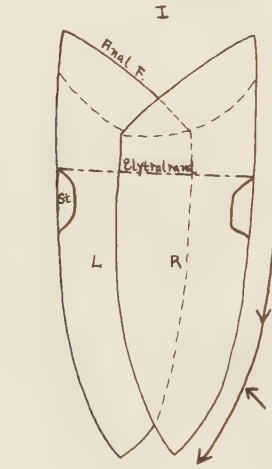
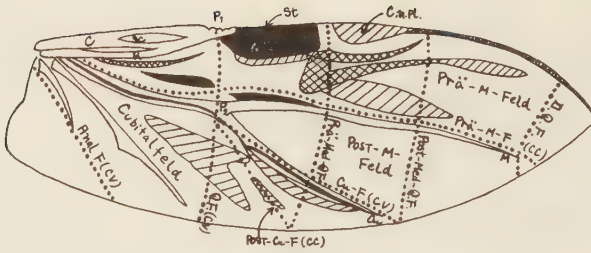


Abb.38: *Spondylis buprestoides* A; Flügelstruktur B; Zwischenstadium C; Endstadium d. Faltung Sonst wie Abb.4



bb.39: *Paederus rubrothoracicus* A; Flügelstruktur Q.F.; Querfalte, Prä-Med-QF; Prämedial-, Post-Med-QF; Postmedial-, D.Q.F.; distal Querfalte C.n.pl; Costalchitinplatte A; rechter-, R; linker Flügel I-V; Zwischenstadium VI; Endstadium d. Faltung (linken Flügel bei IV-VI seitlich nochmal vollständig gezeichnet) Sonst wie Abb.4

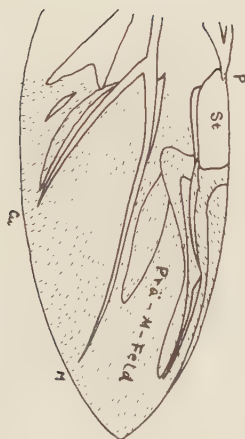


Abb.40: *Paederus rubrothoracicus*
 Flügelhaare P; Randgelenk
 St; Stigma
 (Unterseite d. linken Flügels)

LEBENS LAUF

Ich, Tohko Kaufmann, geb. Yoda, Japanische Staatsangehörige, wurde am 2. Juli 1917 in Tsingtao, China (damals deutsche Kolonie) als Tochter des Großkaufmanns Ush Yoda und seiner Ehefrau Akira geb. Hori geboren.

Nach dem Besuch der Primany school, trat ich 1930 in die Girls' High School von Los Angeles (Kalif., USA) und 1932 in die von Tokyo (Japan) ein, an der ich 1935 das Abitur ablegte. Anschließend studierte ich am Tsuda College in Tokyo englische Literatur und erhielt dort 1940 den akademischen Grad B.A. (Bachelor of Arts)

Das Studium der Naturwissenschaften begann ich 1950 an der Hebrew University, Jerusalem (Israel) und legte dort 1955 die Prüfung für den M.Sc. (Master of Science) ab. 1956 - 57 war ich an der Naturwissenschaftlichen Fakultät der Universität München eingeschrieben und widmete mich anschließend der Durchführung meiner Promotionsarbeit.

